Experimentelle Erzeugung von Mehrfachbildungen bei Planarien

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hans Beissenhirtz
aus Lage in Lippe

Marburg 1928

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig

Als Dissertation angenommen am 13. Juli 1928

Berichterstatter: Herr Geh. Reg.-Rat Professor Dr. Korschelt

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Juli 1928

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Mit 39 Abbildungen im Text und Tafel V.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 258
Material und Methode 259
I. Kopfbildung im Schnittwinkel nach unvollständiger Längsspaltung 261
1. Schnittführung und Verlauf der Kopfbildung 261
2. Anatomische Verhältnisse 264
3. Beobachtungen am lebenden Objekt 266
4. Angaben und Auffassung der Autoren über die Kopfbildung im Schnittwinkel 270
II. Versuche an Planarien mit einem Kopf im Schnittwinkel 272
1. Versuche zur Feststellung des Einflusses des ursprünglichen Kopfes auf die Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel 272
2. Spontane und künstliche Trennung von Planarien mit einem Kopf im Schnittwinkel 275
III. Kopfbildung an einer Spalthälfte 281
1. Zufällig erhaltene Bildungen dieser Art 281
2. Experimentelle Erzeugung eines Kopfes an einer der Spalthälften in unmittelbarer Nähe des Längsschnittwinkels 284
3. Anatomische Verhältnisse 286
IV. Experimentelle Erzeugung von zwei Köpfen in unmittelbarer Nähe des Längsschnittwinkels 291
V. Erzeugung von Planarien mit drei Köpfen und drei Hinterenden . 294
VI. Mehrfachbildung anderer Organe und Körperteile bei Spaltplanarien 295
1. Nebenaugenbildung 296
2. Oligopharyngie und Mehrfachbildung der Hinterenden 300
VII. Regulatorische Reduktionen überzähliger Körperteile (Reindividualisation) 305
Zusammenfassung der Ergebnisse 310
Schriftenverzeichnis 312
Erklärung der Tafel V 313

Einleitung.

Die ausgeprägte Regenerationsfähigkeit der Planarien bringt es mit sich, daß durch Verletzungen herbeigeführte Störungen ihres Organismus in der Regel durch Wundheilung oder Ersatz verlorengegangener Körperteile repariert werden, sodaß die normale Körperbeschaffenheit wieder hergestellt wird. Dies trifft aber nicht immer zu, sondern es können auch Verhältnisse geschaffen werden, die einerseits ein Zusammenwachsen der Wundflächen, andererseits aber auch eine Trennung des Individuums unmöglich machen. In diesen Fällen kommt es dann häufig zur Bildung überzähliger Organe und selbst größerer Körperteile. Derartig abnorm gestaltete Planarien sind auch gelegentlich in freier Natur aufgefunden worden.

Auf experimentellem Wege wurden Mehrfachbildungen verschiedener Körperteile häufig erzielt. Am bekanntesten sind wohl die durch Längsspaltung der Kopf- bzw. Schwanzregion erzeugten zweiköpfigen und zweischwänzigen Planarien. Auch durch seitliche Einschnitte, deren Zusammenwachsen man verhinderte, wurden je nach der Art und der Körperregion, in der der Schnitt ausgeführt wurde, Neubildungen verschiedener Organe und Körperteile hervorgerufen. Durch alle diese Eingriffe war offenbar eine Störung der Individualität eingetreten, durch die das Einsetzen der Regeneration gewisser Körperteile ausgelöst wurde, ohne daß eine wirkliche Trennung des Individuums erfolgt war. Diese Individualitätsstörungen können je nach der Art des erfolgten Eingriffs leichterer oder schwererer Natur sein, und dementsprechend werden die Neubildungen mehr oder weniger umfangreich auftreten. Durch einen kleinen Längsschnitt in das Schwanzende läßt sich ein Tier erzielen, dessen Schwanzende zwar gegabelt ist, das aber sonst als ganz einheitliches Individuum aufgefaßt werden muß. Anders liegen die Verhältnisse, wenn der Längsschnitt von der Schwanzspitze aus in der Medianebene des Körpers bis dicht hinter den Kopf geführt wird. Es wurde nämlich, und zwar zuerst von VAN DUYNE und MORGAN beobachtet, daß, wenn ein Verwachsen der Spaltschenkel nicht eintrat, gelegentlich im Schnittwinkel ein oder auch zwei neue invers gerichtete Köpfe entstanden. Derartige Kopfbildungen wurden auch noch von anderen Forschern beobachtet, ohne daß man sich über die eigentliche Natur dieser merkwürdigen Erscheinung klar wurde. In neuester Zeit sind über dieses Problem Arbeiten von W. GOETSCH, E. KEIL und J. LUS erschienen, auf die ich im Rahmen meiner Ausführungen noch näher eingehen werde.

Herr Geheimrat Prof. Dr. KORSCHELT gab mir die dankenswerte Anregung, über die experimentelle Erzeugung von Köpfen im Schnittwinkel tiefgespaltener Planarien und die sich daraus ergebenden Fragen weitere Untersuchungen anzustellen. Im Verlauf der nach dieser Richtung hin unternommenen Versuche an verschiedenen Planarienarten konnte ich bei einer Anzahl von Versuchsobjekten auch Mehrfachbildungen anderer Organe und Körperteile, die zweifellos als Folgen des Eingriffes auftraten, beobachten. Außerdem erfolgten in einigen Fällen Reduktionsvorgänge regulatorischer Art an überzähligen Körperteilen. Diese Erscheinungen werde ich in besonderen Abschnitten behandeln.

Material und Methode.

Die Versuche wurden an den hier leicht zu beschaffenden Arten *Planaria gonocephala* DUGÈS, *Planaria lugubris* O. SCHM., *Polycelis nigra* EHRENBG. und anfangs auch an *Dendrocoelum lacteum* MÜLLER vorgenommen. *Planaria gonocephala* fand ich in großen Mengen in einer Quelle bei Wehrshausen bei Marburg, die anderen Arten wurden an der Lahn gesammelt. Die Versuche mit *Dendrocoelum lacteum* gab ich bald auf, da diese Form eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit tieferen Eingriffen gegenüber zeigte und meistens schon nach kurzer Zeit ein Absterben der Tiere eintrat. Auch *Planaria lugubris* erwies sich als nicht besonders geeignet; zwar war das Regenerationsvermögen gut, und es ließen sich auch gelegentlich Kopfbildungen im Schnittwinkel feststellen, doch blieben diese mehr oder weniger unvollkommen. Mit größerem Erfolg ließen sich die Versuche an *Planaria gonocephala* ausführen; denn einerseits traten hier Kopfneubildungen unverstümmelt und in der für diese Art so charakteristischen, schon in sehr frühen Bildungsstadien deutlich erkennbaren Form auf, während andererseits gerade diese Art eine ausgesprochene Tendenz zur Mehrfachbildung anderer Organe und Körperteile zeigte. Auch *Polycelis nigra* lieferte ganz gute Resultate. Doch war diese Art wegen der großen Anzahl und der besonderen Anordnung ihrer Augen, die in einigen Fällen die genauere Beurteilung der Kopfneubildungen erschwerte, nicht für alle Versuche brauchbar. Die Haltung des Untersuchungsmaterials machte keine großen Schwierigkeiten. Als Kulturgefäße dienten bedeckte Glasschälchen von ungefähr 6 cm Durchmesser und $2^1/_2$ cm Höhe, mit Leitungswasser, dem zur Sauerstoffbildung ein Lebermoos (*Riccia fluitans*) zugesetzt wurde. Das Wasser wurde alle 8 Tage gewechselt. Als Futter wurden getötete Flohkrebse (*Gammarus pulex*) und besonders zerhackte Regenwürmer, die

gern genommen wurden, verabreicht. Auf diese Weise konnte ich die Würmer beliebig lange lebend erhalten.

Als Instrumente für die Ausführung meiner Versuche wählte ich je nach der Art der Schnitte entweder eine gewöhnliche feine oder eine nach dem Abbrechen der äußersten Spitze vorn meißelförmig geschliffene Lanzette. Die Eingriffe wurden in einem ganz flachen Schälchen unter Wasser an den nicht betäubten Tieren vorgenommen. Auf die einzelnen Schnittführungsarten werde ich an gegebener Stelle eingehen. Einige Schwierigkeiten verursachte fast immer das Offenhalten der Wunden, bis die Heilung beider Wundränder erfolgt war. Es erwies sich als nötig, mehrere Tage hintereinander die mehr oder weniger stark wieder miteinander verwachsenen Wundflächen durch abermaliges Nachspalten voneinander zu trennen. Auch das Aufbewahren der operierten Tiere an einer verdunkelten Stelle übte einen günstigen Einfluß auf das Nichtzusammenwachsen der Wundflächen aus. Zur Konservierung von Material zum Zweck späterer histologischer Untersuchungen benutzte ich zunächst verschiedene Mittel, ging aber später endgültig zu dem Zenkerschen Gemisch, das auch Steinmann als gutes Konservierungsmittel besonders für die inneren Organe empfiehlt, über. Für Totalpräparate benutzte ich als Konservierungsmittel mit Erfolg ein Gemisch von einem Teil 1%iger Goldchloridlösung und vier Teilen Ameisensäure, für histologische Untersuchungen waren diese Präparate aber unbrauchbar. Bekanntlich pflegen sich Planarien bei der Einwirkung von Konservierungsflüssigkeiten ganz außerordentlich zu kontrahieren und einzurollen, wodurch die spätere Untersuchung der Schnittserien sehr erschwert wird. Um derartige Kontraktionen nach Möglichkeit zu verhindern, ging ich in der Weise vor, daß ich das in einem ganz flachen Schälchen in etwas Wasser umherkriechende Tier mit einem ziemlich großen Deckglas bedeckte. Hierdurch wird es etwas gedrückt und reagiert darauf mit einer sofortigen Abplattung und Streckung des ganzen Körpers. Nun wurde das Schälschen schräg gehalten, so daß das Wasser nach einer Seite abfloß. Zur gleichen Zeit wurde von der entgegengesetzten Seite auf etwa 40° erwärmte Zenkersche Lösung zugeführt. Sowie die Lösung das Tier berührt, versucht es sich zu kontrahieren, doch gelingt ihm dies wegen des auf ihm ruhenden Deckglases nur unvollständig. Besonders ist es ihm unmöglich, sich einzurollen. Auf diese Weise gelang es mir, ganz brauchbare Präparate zu bekommen. Die Färbung des nach Durchlaufen der üblichen Alkoholreihe in Paraffin eingebetteten und in Schnitte von 5—6 μ zerlegten Materials wurde nach Mallory oder mit Hämatoxylin-Heidenhain-Eosin ausgeführt.

I. Kopfbildung im Schnittwinkel nach unvollständiger Längsspaltung.

1. Schnittführung und Verlauf der Kopfbildung.

Zur Erzeugung eines Kopfes im Schnittwinkel wurde eine Anzahl *Planaria gonocephala*, *Planaria lugubris* und *Polycelis nigra* von hinten in der Medianebene bis dicht hinter den Kopf gespalten und durch häufiges Nachspalten und Aufstellen des Materials an einem verdunkelten Ort ein Zusammenwachsen der Spalthälften nach Möglichkeit verhindert. Trotzdem gelang es nicht immer, die gewünschten Kopfbildungen zu erhalten. Einerseits ließ sich manchmal trotz aller Bemühungen der Einschnitt nicht in der nötigen Weise offenhalten, andererseits verunglückten verschiedene Exemplare beim Nachspalten, oder rissen bald nach der Operation auseinander. Bei *Planaria lugubris* wurde außerdem der Kopf nicht vollständig gebildet, sondern es entstanden nur unvollkommene Kopfregenerate mit nur einem Auge, oder ganz ohne Augen (Abb. 1). Es wurde daher auf weitere Versuche an dieser Art verzichtet. In den Fällen, wo die Spalthälften mehr oder weniger wieder zusammengewachsen waren, kam es zu keiner Kopfbildung. Immerhin zeigten einige derartige Exemplare von *Polycelis nigra* nach einiger Zeit in der Nähe des Schnittwinkels Augenbildungen (Abb. 2). Da sich bei dieser Art die Augenregion den ganzen Rand des vorderen Körperendes entlang bis zum Beginn der Pharynxregion erstreckt, ist das Auftreten von Augen in der Nähe

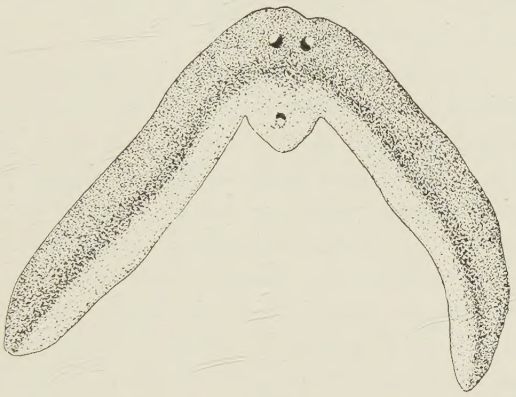


Abb. 1. Kopfbildung im Schnittwinkel mit nur einem Auge. Augenbecher nach hinten geöffnet (*Planaria lugubris*).

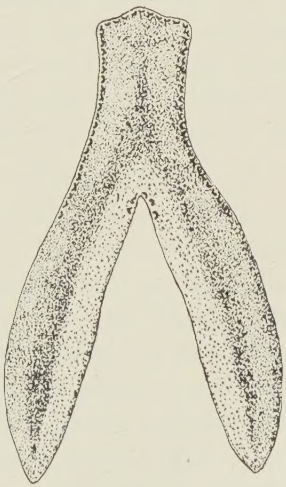


Abb. 2. Spalttier ohne Kopfbildung im Schnittwinkel, aber mit einigen Augen in der Nähe des Schnittwinkels (*Polycelis nigra*).

des Schnittwinkels durchaus nicht immer als Anzeichen einer Kopfbildung an dieser Stelle aufzufassen. Im übrigen trat, wenn nicht einer der eben erwähnten Umstände vorlag, bei *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* stets die Regeneration eines fast immer normalen Kopfes im Schnittwinkel ein. Auf das gelegentliche Vorkommen von drei Augen an dem neuen Kopf bei *Planaria gonocephala* werde ich später noch eingehen.

Der Verlauf der Regeneration an den Spalthälften und die Kopfbildung im Schnittwinkel ging in der Weise vor sich, daß nach erfolgtem Wundverschluß alsbald das pigmentarme Regenerationsgewebe sichtbar wurde. Dieses wölbte sich nach einigen weiteren Tagen im Schnittwinkel kegelförmig vor, und es bildeten sich dort sehr bald Pigmentflecke. Der Regenerationskegel vergrößerte sich dann, nahm die für die betreffende Art charakteristische Kopfform an, und aus den Pigmentflecken bildeten sich die Augen. Nach etwa 4 Wochen hatte der neue Kopf ungefähr die Größe des alten erreicht und war von diesem nur durch seine schwächere Pigmentierung zu unterscheiden. Weil der Pharynx bei der Art der Schnittführung immer beschädigt und dann von dem Tiere abgestoßen wird, geht die Regeneration bis zur Funktionsfähigkeit neugebildeter Pharynge ohne Nahrungsaufnahme vor sich. Die hieraus resultierende starke Inanspruchnahme des Materials des Regeneranten zur Bildung der Regenerate führte in allen Fällen zu einer erheblichen Volumenverminderung des ersteren zum Vorteil der letzteren. Die Regenerationsvorgänge erfolgten hier also hauptsächlich durch Materialverschiebung (Morphallaxis). Nachstehend gebe ich eine Übersicht über Daten der Kopfneubildung von einigen Exemplaren der von mir operierten Planarienarten.

Aus der Zusammenstellung ergibt sich:

1. Die Tendenz des Zusammenwachsens der Spalthälften ist nicht nur bei den einzelnen Arten verschieden, sondern schwankt auch innerhalb derselben Art individuell. Der günstigste Fall ist der, daß nach dem Eingriff eine Nachspaltung am 2. Tage genügte, um ein Verwachsen zu verhindern, während hierfür im ungünstigsten Falle reichlich 2 Wochen, während welcher mindestens jeden 2. Tag eine Nachspaltung vorgenommen wurde, erforderlich waren.

2. Der Zeitraum von der letzten Spaltung bis zur sichtbaren Vorwölbung des Kopfkegels liegt, von Ausnahmen abgesehen, zwischen 6 und 8 Tagen.

3. Die Augenpigmentbildung setzt schon 1 oder 2 Tage, nachdem

Nr.	Art	Erste Spaltung	Letzte Spaltung	Beginn der Bildung des Regenerationskegels im Schnittwinkel	Auftreten der Augen	Bemerkungen
6a	*Polycelis*	9. 11. 26	12. 11. 26	18. 11. 26	19. 11. 26	
17a	»	1. 11. 26	2. 11. 26	8. 11. 26	10. 11. 26	
20	*Plan. lugubr.*	2. 11. 26	3. 11. 26	10. 11. 26	12. 11. 26	nur ein Auge
28	*Polycelis*	30. 10. 26	8. 11. 26	15. 11. 26	17. 11. 26	
44	*Plan. gon.*	25. 1. 27	?	12. 2. 27	?	
47	» »	8. 2. 27	12. 2. 27	19. 2. 27	22. 2. 27	später drei Augen
48	» »	8. 2. 27	12. 2. 27	19. 2. 27	22. 2. 27	zunächst ein Auge, das andre folgte
58	» »	10. 2. 27	13. 2. 27	23. 2. 27	?	
61	» »	19. 2. 27	26. 2. 27	10. 3. 27	13. 3. 27.	zunächst ein Auge, das andre folgte
63	» »	19. 2. 27	28. 2. 27	4. 3. 27	?	
104	*Polycelis*	2. 3. 27	5. 3. 27	11. 3. 27	12. 3. 27.	
112	»	2. 3. 27	8. 3. 27	12. 3. 27	14. 3. 27.	

der Regenerationskegel erkennbar geworden ist, ein. (Bemerken möchte ich noch, daß sämtliche Versuche unter ungefähr gleichen Temperaturbedingungen, nämlich bei Zimmertemperatur, ausgeführt wurden.)

2. Anatomische Verhältnisse.

Die anatomischen Untersuchungen an Schnittbildern von Planarien mit einem Kopf im Schnittwinkel nach Ergänzung der Spalthälften und vollendeter Bildung des Kopfes zeigten zunächst, daß jede Spalthälfte auch innerlich zu einem ziemlich normalen Körperende regeneriert war. Es hatte sich in jeder ein Pharynx neugebildet (gelegentlich beobachtete Mehrfachbildungen von Pharyngen werde ich später behandeln), ebenso der fehlende Schwanzdarmast, der Kopfdarm, der ja zum großen Teil durch die Operation zerstört wurde, und ein Hauptlängsnervenstamm. Fast immer beobachtete ich, daß die neuen Pharynge etwas nach der Richtung des regenerierenden Teiles hin verlagert waren, so daß die Hinterenden etwas unsymmetrisch waren. Es wird dies vermutlich darauf zurückzuführen sein, daß auch bei *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra*, wie es Stevens bei einigen andern Arten beobachtet hat, die neuen Pharynge ganz oder doch zum größten Teil im regenerierten Gewebe gebildet werden. Ich muß annehmen, daß diese ganz geringe Asymmetrie, wenn den Tieren nur genügend Zeit gelassen wird, reguliert wird.

Das Gehirn des neugebildeten Kopfes war dem des alten Kopfes nach Form und Größe ungefähr gleich (Abb. 3). Von ihm aus verliefen auch die neuentstandenen Hauptlängsnerven. Die Frage, ob die Entstehung des neuen Gehirns das Primäre ist und die Regeneration der neuen Hauptlängsnerven erst unter dessen wesentlichem Einfluß vor sich geht, oder ob die Entstehung von Gehirn und Marksträngen parallel miteinander verläuft, kann ich mangels diesbezüglicher Untersuchungen nicht entscheiden. Bemerkenswert für die Beurteilung der Beziehungen der beiden Gehirne zueinander scheint mir zu sein, daß ich nie Commissuren zwischen altem und neuem Gehirn gefunden habe, eine direkte Verbindung zwischen ihnen also augenscheinlich nicht besteht. Erst dadurch, daß die vom alten Gehirn aus verlaufenden alten Hauptlängsnerven mit den vom neuen Gehirn aus verlaufenden neuen Hauptlängsnerven durch Quercommissuren verbunden sind, wird eine, wenn auch meiner Ansicht nach sehr lockere, indirekte Beziehung zwischen beiden Gehirnen hergestellt.

Die von den beiden Hinterenden nach vorn zu verlaufenden Kopfdarmäste vereinigen sich etwa in der Mitte zwischen beiden Köpfen in

einer mehr oder weniger umfangreichen Anastomose, von der aus dann je ein Ast in die beiden Köpfe führt (Abb. 4).

Aus dem kurzen Einblick in die innere Organisation der Doppelkopfplanarien läßt sich entnehmen, daß die beiden Spalthälften zu zwei

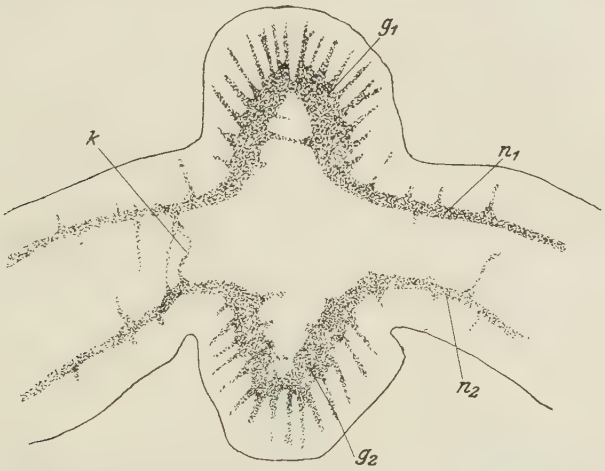


Abb. 3. Frontalschnitt durch eine doppelköpfige *Planaria gonocephala*, g_1 altes Gehirn; g_2 neues Gehirn; n_1 alte Längsnervenstämme; n_2 neue Längsnervenstämme; k Kommissur.

normalen Körperenden ergänzt worden sind, daß sich aber auch durch die Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel mit seinen Organen der vordere Körperabschnitt verdoppelt hat. Es sind also die Organe für

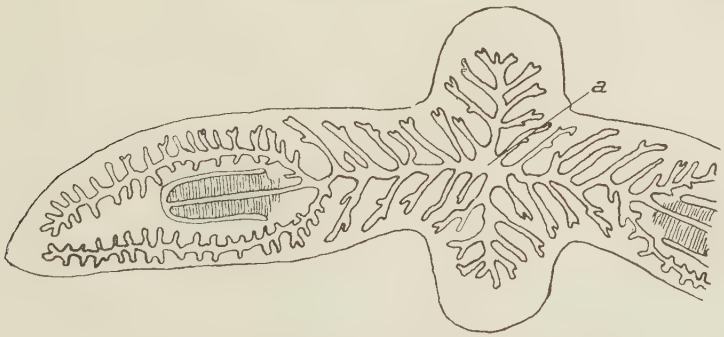


Abb. 4. Verlauf der Kopfdarmäste bei einer doppelköpfigen *Planaria gonocephala*. Aus Frontalschnitten kombiniert. a Anastomose.

zwei Tiere in diesem Wesen vorhanden, so daß man es wohl als Doppeltier bezeichnen kann. Wie aus Abb. 3 und 4 hervorgeht, sind alte und neugebildete Organe einander ungefähr spiegelbildlich gleich. Auch

äußerlich besteht nach Beendigung der Regulation eine spiegelbildliche Gleichheit von altem und neuem Gewebe (Abb. 5). Man kann daher den ganzen Regenerationsvorgang morphologisch so auffassen, daß das Spalttier von seinen Wundflächen aus ein ihm spiegelbildlich gleiches Wesen, mit dem es infolge seiner Entstehungsweise untrennbar verbunden ist, hervorbringt.

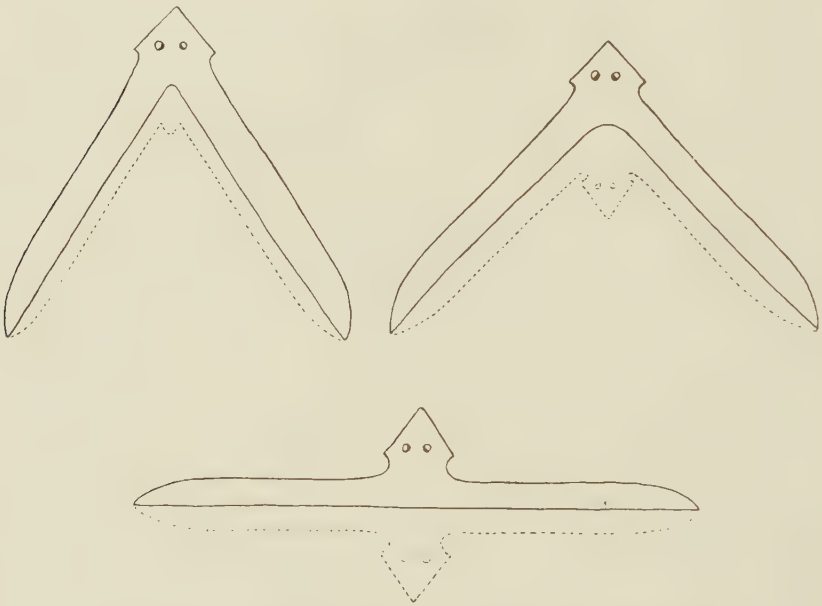


Abb. 5. Schematische Darstellung der Regenerationsvorgänge bei einer Spaltplanarie, die zur Bildung eines dem Spalttier spiegelbildlich gleichen Regenerates führen.

Das Verhältnis der Teile dieses Doppeltieres zueinander wird durch den Umstand bedingt, daß nicht etwa je ein Gehirn mit den Marksträngen eines Körperendes in direkter Verbindung steht, sondern daß jedes Gehirn durch die von ihm aus in beide Körperenden verlaufenden Hauptnervenstämme je eine Hälfte beider Körperenden innerviert, und daß die zwei verschiedenen Nervensystemen angehörenden Hauptnervenstämme der Körperenden untereinander durch Commissuren verbunden sind.

3. Beobachtungen am lebenden Objekt.

Die eigenartige innere Organisation der Doppelkopfplanarien, besonders aber die geringe Abhängigkeit der Gehirne voneinander, die ein einheitliches Zusammenwirken dieser ausschließt, führt bei den leben-

den Tieren zu dauernden Bemühungen beider Köpfe, ihre eigenen Wege zu gehen. Der daraus folgende Kampf der Köpfe um die Führung äußerte sich beim Übergang aus dem Ruhezustand in die Bewegung sowie auch bei der Fortbewegung selbst in starken Krümmungen und Verdrehungen, die sich auch auf die Körperenden erstreckten. Die hierbei entstehenden Bilder erinnerten teilweise sehr an die von Goetsch beschriebenen Bewegungsarten von Doppelplanarien (*Planaria lugubris*), die nur durch einen schmalen Gewebestreifen miteinander verbunden waren.

Die Ruhelage der Tiere war gewöhnlich die, daß die beiden Köpfe in entgegengesetzter Richtung zueinander und ebenso die Körperenden entgegengesetzt ungefähr senkrecht zu den Köpfen lagen (Abb. 6). Es liegt in diesem Zustand vermutlich ein annäherndes Gleichgewicht der Kräfte vor, d. h. der Einfluß jedes Kopfes auf die Körperenden

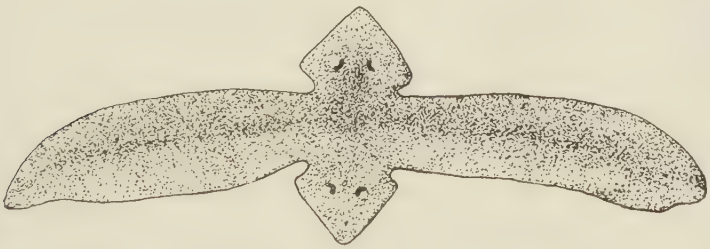


Abb. 6. Doppelköpfige *Planaria gonocephala* in der Ruhelage.

wird ungefähr gleich sein. Da nun beide Köpfe bestrebt sein werden, die Körperenden zu sich in eine möglichst natürliche Lage zu bringen, ist die Lage dieser senkrecht zu den Köpfen.

Gingen die Tiere nun in Bewegung über, so setzten die schon erwähnten Anstrengungen der Köpfe um die Führung und die damit verbundenen Verdrehungen und Verschlingungen der Körperenden ein. Hierbei konnte es vorkommen, daß sich ein Kopf mit dem einen Körperende und der andre Kopf mit dem andern in eine Richtung einstellte (Abb. 7). Keil hat die dauernde Einstellung in diese Lage und die spätere Durchtrennung mit dem Erfolg, daß zwei normale Tiere resultierten, an einigen Doppelkopfexemplaren von *Polycelis nigra* beobachtet. Bei den von mir untersuchten Würmern dauerte dieser Zustand aber höchstens einige Minuten an, dann suchten die Köpfe wieder in eine zur Fortbewegung geeignetere Lage zu kommen.

Häufig kam es auch vor, daß ruhende Tiere, wenn sie durch Erschütterung oder durch die plötzliche Einwirkung von Licht gestört wurden,

ihre Körper stark kontrahierten, ohne indes mit beiden Hinterenden von der Unterlage loszulassen. Hierdurch wird natürlich eine starke Verzerrung der in entgegengesetzter Richtung zu den Körperenden liegenden Köpfe hervorgerufen. Diese kann soweit gehen, daß äußerlich der Eindruck erweckt wird, als ob plötzlich je ein halber alter und

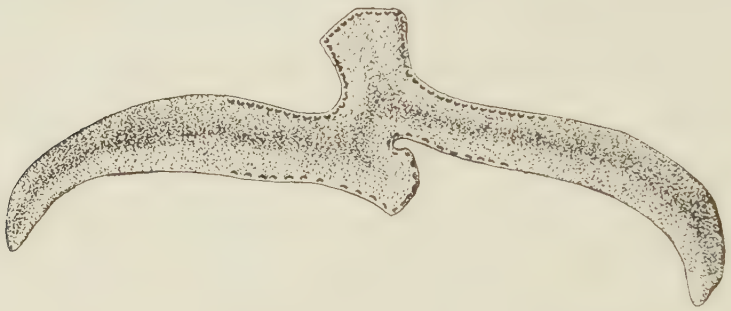


Abb. 7. Bewegungszustand einer doppelköpfigen *Polycelis nigra*.

neuer Kopf zu je einem Körperende gehörte (Abb. 8). Zu erklären ist dieser Zustand vielleicht am besten dadurch, daß man annimmt, daß der Reiz, der die Kontraktion der Körper auslöste, zuerst von den Hauptnervenstämmen beider Körper aufgenommen worden ist. Es wäre dann denkbar, daß diese Teile des Nervensystems, wenn auch nur auf kurze Zeit, das Übergewicht über die beiden gegeneinander wirkenden Gehirne

Abb. 8. Starke Verzerrung der Köpfe beim Übergang aus der Ruhe in die Bewegung (*Planaria gonocephala*).

erlangt hätten, und zwar in der Weise, daß je eine Hälfte des alten und des neugebildeten Gehirns von den Hauptnervenstämmen je eines Körperendes beeinflußt wird. Nach kurzer Zeit trat immer die Überlegenheit der Köpfe wieder hervor.

Bei der eigentlichen Fortbewegung führte gewöhnlich der alte, gelegentlich auch der neue Kopf, während der andre Kopf zwischen den sich stark nähernden Körpern nachgeschleppt wurde. In einer Anzahl von Fällen konnte aber auch beobachtet werden, daß der nachgeschleppte Kopf sich umklappte und sich mit der Unterseite nach oben in der Richtung des alten Kopfes bewegte (Abb. 9). Es erfolgte dann auch immer

ein mehr oder weniger starkes Umklappen der von dem umgeklappten Kopf aus innervierten Körperhälften. Selbstverständlich kommen noch die verschiedensten Übergänge vor, die durch Zeichnungen schwer zum Ausdruck zu bringen sind.

Die Tafel V zeigt einige Bewegungsstadien der *Polycelis nigra* Nr. 104. Dieser Wurm hatte am 11. 3. 1927 einen Kopf im Schnittwinkel gebildet. Die Zeichnungen wurden Anfang März 1928, also ein ganzes Jahr nach der Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel, ausgeführt. Hier ist von einer auch nur einigermaßen geordneten Fortbewegung nichts mehr zu bemerken. Sowie ein Kopf die Führung übernehmen will, macht der andere dies durch entsprechende Gegenbewegungen unmöglich. Die Abbildungen b, c und d zeigen, einen wie großen Einfluß die Bewegungsversuche auf beide Körperenden ausüben. Abb. b läßt das Bestreben des mit der Unterseite nach oben gerichteten Kopfes erkennen, die Spalthälften ebenfalls mit der Unterseite nach oben zu richten. Dies kann ihm wohl für kurze Zeit gelingen (Abb. c). Doch schon setzen die teilweise erfolgreichen Anstrengungen des andern Kopfes ein, die Unterseite der Körperenden nach unten zu richten (Abb. d). Dieses Spiel der Kräfte wiederholt sich dauernd in allen möglichen Formen, bis das Tier schließlich in der einen oder andern Lage zur Ruhe kommt (Abb. a und e).

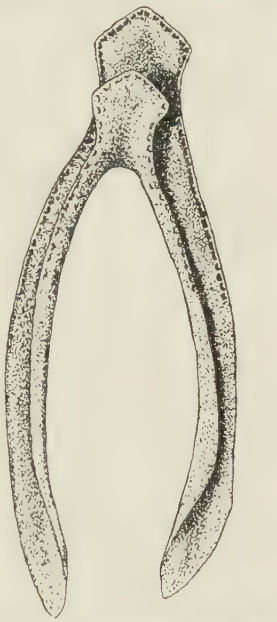


Abb. 9. Doppelköpfige *Polycelis nigra* in der Vorwärtsbewegung. Der neue Kopf hat sich mit der Unterseite nach oben umgeklappt.

Daß ein nicht völlig ausgewachsener oder nicht normal entwickelter neuer Kopf dem alten Kopf unterlegen ist und nachgeschleppt wird, ist selbstverständlich.

Der Kampf der einzelnen Teile miteinander, der bei der Bewegung der Doppelplanarien zum Ausdruck kommt, wurde beschrieben, weil er die durch anatomische Untersuchung gewonnene Annahme der Doppelindividualität dieser Wesen in vielem bekräftigt, besonders aber auch die mit der selbständigen Funktion der beiden Gehirne und den Beziehungen zwischen alten und neuen Nervenstämmen im ursächlichen Zusammenhang stehende Variabilität der funktionellen Zusammengehörigkeit der einzelnen Teile miteinander demonstriert.

4. Angaben und Auffassung der Autoren über die Kopfbildung im Schnittwinkel.

Bevor ich zur Beschreibung der von mir zur Erklärung von Ursprung und Bedeutung der Kopfbildung im Schnittwinkel unternommenen Versuche gelange, muß ich mit einigen Worten auf die bisherigen Auffassungen über diese Bildungen eingehen. Van Duyne, der als erster darüber berichtet, zählte sie zu den Heteromorphosen. Morgan nahm an, daß die Bildung eines oder zweier Köpfe im Schnittwinkel eines größtenteils längsgespaltenen Tieres und die Bildung eines halben Kopfes seitens jeder Hälfte, wenn sich der Schnitt bis in und fast durch den alten Kopf erstreckt, nicht als Heteromorphose aufzufassen sei. Er stellte auch experimentell fest, daß eine derartige Kopfbildung nicht eintrat, wenn der größte Teil der Spalthälften entfernt wurde, und kam daher zu dem Ergebnis, daß die Köpfe im Schnittwinkel als Supplementärorgane für die selbständig gewordenen Hinterenden betrachtet werden müßten. Trotzdem konnte man sich in der Folgezeit nicht ganz von dem Gedanken frei machen, daß es sich bei diesen Bildungen doch um Heteromorphosen handelte.

Erst Goetschs eingehende Versuche brachten die Kenntnis der die Kopfbildung im Schnittwinkel auslösenden Faktoren weiter. Goetsch experimentierte mit *Planaria lugubris*, und zwar ging er bei seinen Untersuchungen aus von solchen Würmern, die er bis zwischen die Augen gespalten hatte. Derartig operierte Tiere verhielten sich nun, wenn sie nicht mehr oder weniger wieder zusammenwuchsen, als ob die Trennung eine vollständige gewesen wäre, d. h. jede Spalthälfte regenerierte eine Körperhälfte und eine Kopfhälfte, so daß zwei nur durch eine ganz schmale Verbindungsbrücke verbundene Tiere, die im übrigen ganz unabhängig voneinander reagierten, entstanden. Bei Würmern, deren Spaltschnitt etwas zusammengewachsen war, wurden ebenfalls je eine Körper- und Kopfhälfte an den Spaltstücken regeneriert. Hier machte sich schon eine größere Abhängigkeit der Einzelteile voneinander bemerkbar. Goetsch schreibt über diesen Fall: »Es können bei solchen Tieren alle möglichen Kombinationen hinter- und nebeneinander vorkommen. Das ursprüngliche rechte Auge kann mit dem durch Regeneration entstandenen linken einen Kopf bilden, und die beiden übrigen desgleichen. Dann haben wir ein Gebilde vor uns, bei dem die Doppelindividualität die Oberhand hat; oder aber die beiden alten Augen bilden einen Körperabschnitt und pressen die regenerierten nach rückwärts. Dann ist, wenn auch nur auf kurze Zeit, eine mehr einheitliche Individualität gebildet. Und dasselbe geschieht, wenn die beiden

neuentstandenen Augen zusammentreten und die Richtung bestimmen.« »Dieses Hin- und Herwogen in dem Streit, ob ein oder zwei mehr oder weniger vollständige Tiere aus dem Regenerationsprozeß hervorgehen«, ist nun nach Goetschs Meinung der Grund dafür, »daß manchmal im Spaltwinkel nach hinten gerichtete accessorische Köpfe entstehen«. Ein solcher nach hinten gerichteter Kopf wäre dann nicht auf eine Umkehr der polaren Richtung zurückzuführen, sondern auf eine Verdrängung von Teilen, die eigentlich nach vorn gerichtet entstanden sind. »Ein solcher accessorischer Kopf bestünde dann aus zwei verschiedenen Komponenten: aus einer neuentstandenen rechten Augenpartie der linken Teilhälfte und einem ebenso gebildeten linken Komplex, der eigentlich dem rechten Teilstück eines Doppeltieres entspräche.«

Die Erzielung eines wirklich nach hinten gerichteten Kopfes im Schnittwinkel gelang Goetsch nur einmal. Wenn Goetsch auch den Grund hierfür im Zufall oder in seinem nicht ernstlichen Bemühen, gerade diese Erscheinung zu erzielen, sieht, glaube ich doch nach meinen eigenen Erfahrungen mit *Planaria lugubris* die Ursache darin gefunden zu haben, daß gerade diese Art für die Erzielung von nach hinten gerichteten Köpfen in Schnittwinkeln nicht geeignet ist.

Eine überraschende und zunächst sehr bestechende Erklärung der Kopfbildung im Schnittwinkel gibt Keil. Diese beobachtete bei Spalttieren von *Polycelis nigra*, die im Schnittwinkel einen Kopf gebildet hatten, die Einstellung je eines Kopfes und eines Hinterendes in eine Richtung (etwa in der Weise, wie ich es auf Abb. 6 angegeben habe), und zwar für längere Zeit und mit dem Erfolg, daß schließlich bei zwei von den sieben ihr zur Verfügung stehenden Doppelkopftieren eine Verschmälerung und schließliche Durchtrennung der Verbindungsbrücke eintrat. Aus diesen Beobachtungen zog nun Keil den Schluß, daß der neugebildete Kopf eine Ergänzung für eins der beiden Hinterenden sei und daß er rein regulative Bedeutung habe. Als Stütze ihrer Ansicht führt sie noch an, daß sie nie zwei Köpfe im Schnittwinkel erhielt. Ähnliche Trennungen nach vorhergegangener Regulation erhielt Keil auch bei von vorn nach hinten gespaltenen Exemplaren von *Polycelis nigra*, die im Schnittwinkel einen Schwanz neugebildet hatten.

Ihr Ergebnis faßt sie folgendermaßen zusammen: »Von vorn oder hinten gespaltene *Polycelis* haben als Mißbildungen die Tendenz, ihre normale Gestalt wiederzuerlangen. Dies wird meistens bewirkt rein mechanisch durch ein Durchtrennen des gemeinsamen Vorder- oder Hinterendes in der Medianlinie oder durch das Abreißen der einen überzähligen Spalthälfte. In sehr viel selteneren Fällen werden Ergänzungsorgane

gebildet, Köpfe oder Schwänze. Diese erweisen bald ihre Zugehörigkeit zu einem der beiden Teilindividuen. Nach kurzer Zeit tritt eine Durchschnürung der die beiden Teilindividuen noch verbindenden Gewebsbrücke ein. Die endgültige Regulation besteht in der Bildung noch fehlender Organe.« Im übrigen stimmt Keil in dem Punkt mit Goetsch überein, daß sie die Bildungen im Schnittwinkel als abgedrängte Regenerate und nicht als Heteromorphosen auffaßt.

Die Ansichten von Lus stimmen im allgemeinen mit denen von Goetsch überein. Auch er nimmt an, daß die Kopfbildungen im Schnittwinkel von den Spalthälften ausgehen und daß sie ursprünglich normal polar entstanden sind. Weiter stellte Lus für *Dendrocoelum lacteum* fest, daß die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel sich unabhängig von der Anwesenheit des ursprünglichen Kopfes vollzieht. Auch Korschelt schließt sich der Ansicht der neueren Autoren, daß der Kopf im Schnittwinkel unter dem Einfluß der Spalthälften entstanden sein kann und somit nicht als Heteromorphose aufzufassen ist, an.

II. Versuche an Planarien mit einem Kopf im Schnittwinkel.

1. Versuche zur Feststellung des Einflusses des ursprünglichen Kopfes auf die Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel.

Die Ergebnisse von Goetsch und Lus veranlaßten mich, die Bedeutungslosigkeit des ursprünglichen Kopfes für die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel nachzuprüfen. Zu diesem Zweck trennte ich einer Anzahl Planarien (*Planaria gonocephala*) die Köpfe ab und führte gleich

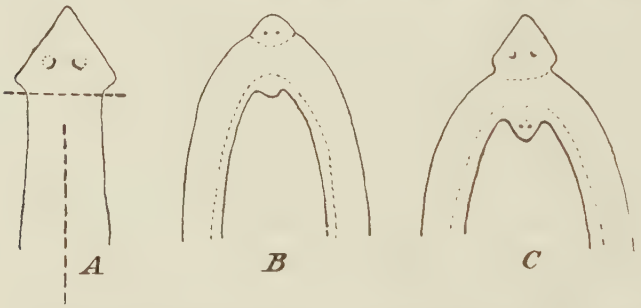


Abb. 10. Regeneration des ursprünglichen Kopfes und Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel bei einer dekapitierten und unvollständig längsgespaltenen *Planaria gonocephala* (schematisch).

darauf die Einschnitte von hinten in der Mittellinie bis in die Nähe der vorderen Wundfläche aus (Abb. 10 A). (In derselben Weise verfuhr auch Lus bei seinen Versuchen.) Da die der Köpfe beraubten Tiere sich sehr wenig bewegten, trat, auch wenn die Verbindungsbrücke zwischen der

vorderen Wundfläche und dem Ende des Längsschnittes nur schmal war, niemals ein Zerreißen der Spalthälften an dieser Stelle ein. Aus demselben Grund erfolgte aber auch während der ersten Zeit kaum ein Zusammenwachsen der Spalthälften. Bei diesen Objekten erfolgte nach Heilung der Wundflächen die Regeneration des ursprünglichen Kopfes in durchaus normaler Weise. Nebenher ging aber auch die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel vor sich. Das Regenerat des ursprünglichen Kopfes war allerdings meistens etwas besser entwickelt als die Neubildung im Schnittwinkel, auch traten die Augen bei letzterem etwas später auf (Abb. 10 B und C). Nach etwa 14 Tagen war dagegen ein Unterschied in der Größe beider Köpfe kaum noch zu bemerken (Abb. 11).

Die anfängliche Überlegenheit des Regenerates des ursprünglichen Kopfes erklärt sich meiner Ansicht nach daraus, daß es ja von der Stelle aus gebildet wird, wo die größte Regenerationsenergie gerade für die Kopfrestitution vorhanden ist, während am Schnittwinkel, also an einem Ort mit ganz andern Gewebselementen, erst durch Zellumbildungen und Umlagerungen das Material für die Kopfbildung geschaffen werden muß.

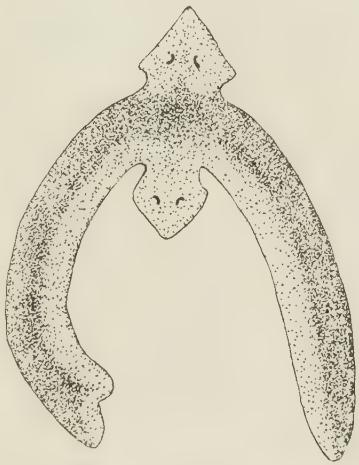


Abb 11. In der auf Abb. 10 dargestellten Weise operierte *Planaria gonocephala* nach erfolgter Regeneration des ursprünglichen Kopfes und Bildung des Kopfes im Schnittwinkel.

Bei der im Anfang der Regeneration bestehenden Überlegenheit des Regenerates des ursprünglichen Kopfes ist nun der Gedanke nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß dieses vielleicht in seinen frühesten Bildungsstadien irgendwie die Kopfbildung im Schnittwinkel beeinflußt. Um diese Möglichkeit auszuschalten, spaltete ich eine Anzahl *Planaria gonocephala* zunächst von hinten in der Mittellinie bis in die Nähe des Kopfes und trennte diesen Tieren erst nach Verheilung der Wundflächen (etwa zwei Tage nach dem ersten Eingriff) die Köpfe ab. Da die Spalthälften der Würmer vor dem Abtrennen der Köpfe natürlich fast immer mehr oder weniger stark wieder zusammenwuchsen, ich ein Nachspalten aber nicht für ratsam hielt, gelang es mir nur zwei Exemplare zu erhalten, deren Spaltschnitt beim Abtrennen der Köpfe noch tief genug war, daß ich mit der Wahrscheinlichkeit einer Kopfbildung im Schnittwinkel unter gewöhnlichen Umständen rechnen

konnte. In diesen beiden Fällen ging die Regeneration des abgeschnittenen Kopfes und die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel fast genau gleichzeitig vor sich.

Folgerungen: Durch diese beiden Versuchsreihen dürfte der Beweis erbracht sein, daß der ursprüngliche Kopf nicht zur Bildung des Kopfes im Schnittwinkel beiträgt. Ich glaube nach den Resultaten der ersten Versuchsreihe sogar, daß die Abwesenheit des ursprünglichen Kopfes das Nichtzusammenwachsen der Spalthälften günstig beeinflußt und somit geeignete Bedingungen für die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel schafft. Die Kopfbildung im Schnittwinkel muß also von den Spalthälften ausgehen. Es ist nun noch die Frage, ob, wie Goetsch annimmt, jede Spalthälfte einen halben Kopf regeneriert. Versuche, diese Frage durch das Experiment eindeutig zu lösen, mißlangen, da durch die hierfür notwendigen Eingriffe an den Spalthälften ganz andere Verhältnisse geschaffen wurden, so daß es nie zu einer normalen Kopfbildung im Schnittwinkel kam.

Aus verschiedenen Gründen muß ich mich der Ansicht Goetschs anschließen. Einerseits muß wegen der qualitativen und quantitativen Gleichheit der Spalthälften auch eine annähernde Gleichheit ihrer regeneratorischen Kräfte angenommen werden; andererseits scheint mir auch der Vergleich von solchen Doppelplanarien, die nur durch eine ganz schmale Gewebsbrücke verbunden sind, wo also zweifellos je eine fast selbständige Spalthälfte den ihr fehlenden halben Kopf ersetzt und der verschiedenen, von Goetsch beschriebenen Vorgänge bis zur Bildung eines ganz offensichtlich nach hinten gerichteten Kopfes sowie auch die anatomischen Verhältnisse auf die Richtigkeit der Goetschschen Ansicht hinzuweisen. Man muß daher annehmen, daß die bei tiefgespaltenen Planarien erfolgenden Regenerations- und Neubildungsprozesse prinzipiell dieselben sind wie diejenigen, die sich nach völliger Längsspaltung einer Planarie an den Spalthälften abspielen. Das heißt, jede Spalthälfte regeneriert auch hier die ihr fehlende Körper- und Kopfhälfte. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die durch die Art der Schnittführung gegebenen Verhältnisse eine direkte Verbindung je eines halben alten und neuen Kopfes miteinander unmöglich machen, sondern zu einer Vereinigung der beiden neugebildeten Kopfhälften zu einem neuen Kopf führen.

Wenn man nun die Ergänzung der Körperhälften und die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel bei tiefgespaltenen Planarien in Parallele setzt mit den Regenerationsvorgängen an vollständig längsgespaltenen Tieren, aus deren Spalthälften sich zwei normale Individuen entwickeln,

so muß man auch aus diesem Grunde die Doppelindividualität der Spaltplanarien mit einem Kopf im Schnittwinkel annehmen.

Die Kopfbildung im Schnittwinkel fasse ich demnach auf als eine natürliche, wenn auch durch die Umstände modifizierte Regeneration eines fehlenden Körperteils des zum Doppelindividuum gewordenen Spalttieres.

Zur Bekräftigung meiner Ansicht, daß die Kopfbildung im Schnittwinkel kein anormaler Vorgang ist, möchte ich noch auf meine schon eingangs erwähnten Erfahrungen hinweisen, daß ich bei *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra*, wenn der Spaltschnitt nur weitgehend genug war und ein Verwachsen der Spalthälften und damit die Herstellung einer mehr oder weniger einheitlichen Individualität verhindert wurde, fast immer ein Kopf im Schnittwinkel entstand.

Ich nehme mit Goetsch an, daß sich bei den Regenerationsprozessen an Spaltplanarien ein Kampf zweier entgegengesetzter Kraftkomplexe abspielt, auf der einen Seite die auf Wiederherstellung einer einheitlichen Individualität gerichteten Kräfte, deren Sitz nach meinen Versuchen an des Kopfes beraubten Spaltplanarien in dem vorderen, nicht durchtrennten Körperteil zu suchen ist, auf der andern Seite die selbständigen Regenerationskräfte der freien Spalthälften. Die Tatsache, daß bei einigen Planarienarten die Herstellung der Doppelindividualität und somit die Erzielung eines nach hinten gerichteten Kopfes im Spaltwinkel so schwierig ist, läßt sich darauf zurückführen, daß bei diesen Arten die auf Wiederherstellung der einheitlichen Individualität gerichteten Kräfte überwiegen. Daß auch bei verschiedenen Individuen derselben Art gewisse Schwankungen in dem Verhältnis der vereinheitlichenden und der neubildenden Kräfte vorkommen, ist aus der auf Seite 263 gegebenen Tabelle ersichtlich. Die Frage, ob diese Schwankungen nur auf individuelle Unterschiede der einzelnen Tiere oder auch auf äußere Faktoren zurückzuführen sind, muß ich offen lassen.

2. Spontane und künstliche Trennung von Planarien mit einem Kopf im Schnittwinkel.

Nach meiner eben dargelegten Ansicht über die Art und Weise, wie die Kopfbildung im Schnittwinkel sich vollzieht, sowie nach meinen Beobachtungen an lebenden Planarien und nach den histologischen Befunden muß ich im Gegensatz zur Annahme Keils und für gewisse, später noch zu besprechende Fälle auch im Gegensatz zur Lus die Bedeutung des Kopfes im Schnittwinkel als Ergänzungsorgan für eins der beiden

Hinterenden bezweifeln und eine mehr oder weniger gleiche Zugehörigkeit des Kopfes zu beiden Körperenden annehmen. Ich will damit keineswegs bestreiten, daß unter Umständen die von Keil beobachtete Einstellung je eines Hinterendes und Kopfes in einer Richtung und eine spätere Durchtrennung der Verbindungsbrücke eintreten kann, ich muß aber diese Art der Trennung als Ausnahmefälle ansehen.

Spontane Trennungen von Doppeltieren mit einem vollständigen Kopf im Schnittwinkel in der von Keil angegebenen Weise konnte ich niemals beobachten, obgleich ich eine ganze Anzahl derartiger Tiere mehrere Monate hindurch, ja teilweise bis zu einem Jahre, hielt. Dagegen stellte ich in mehreren Fällen eine Durchtrennung der Doppeltiere in zwei ungleichwertige Teilstücke fest.

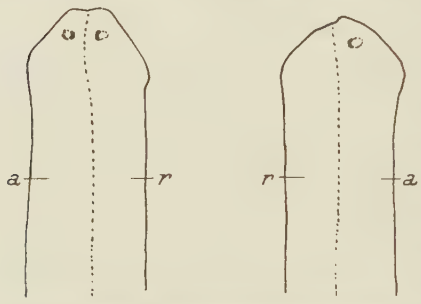


Abb. 12. *Planaria lugubris* mit einäugigem Kopf im Schnittwinkel (vgl. Abb. 1), nach spontaner Trennung in zwei Teiltiere. *a* altes Gewebe; *r* regeneriertes Gewebe.

Eine *Planaria lugubris*, die am 3. 11. 1926 bis fast zwischen die Augen gespalten war und die am 12. 11. 1926 im Schnittwinkel einen deutlich erkennbaren, allerdings unvollständigen Kopf mit nur einem nach hinten gerichteten Augenbecher gebildet hatte (vgl. Abb. 1), teilte sich am 6. oder 7. 3. 1927 in der Weise, daß das linke alte und das neugebildete Auge dem linken Teilstück, das rechte alte Auge dem rechten Teilstück zugehörte (Abb. 12).

In sechs Fällen konnte ich bei Doppeltieren mit einem vollständigen Kopf im Schnittwinkel eine Durchtrennung in der Weise beobachten, daß ein Körperende in unmittelbarer Nähe der beiden Köpfe abriß. Das abgerissene Körperende regenerierte in diesen Fällen den fehlenden Kopf, so daß ein vollständiger Organismus hergestellt wurde. Bei dem anderen nun aus zwei Köpfen und einem Körperende bestehenden Teilungsprodukt erfolgten in drei Fällen bedeutsame regulatorische Reduktionsvorgänge, die auch hier nach Verlauf mehrerer Monate zur Herstellung eines einigermaßen einheitlichen Individuums führten. Diese Erscheinungen werde ich im Zusammenhang mit anderen beobachteten Reduktionsprozessen noch ausführlich behandeln.

Die Trennung von Doppelplanarien und die Erzielung von zwei normalen Tieren ließ sich durch künstliche Teilung leicht bewerkstelligen. Durch eine voll ausgebildete, im Ruhezustand befindliche Doppel-

planarie lassen sich, wie die schematisierte Abb. 13 zeigt, vier Symmetrieebenen legen. Bemerkenswert ist nun, daß aus den durch einen in einer dieser vier Ebenen geführten Schnitt erhaltenen Spaltprodukten gewöhnlich zwei normale Tiere entstehen. Die ersten Teilungen nahm ich in der Richtung *I—I*, also von der Spitze des einen bis zur Spitze des anderen Kopfes an einigen Exemplaren von *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* vor. Die einwandfreie Ausführung der Schnitte war nicht ganz leicht, da gerade die Köpfe sehr empfindlich gegen Berührungen sind und die lebhaften Bewegungen ein genaues Einhalten der gedachten Schnittlinie erschweren. Die Folge davon war, daß eigentlich immer kleine Abweichungen aus der Richtung vorkamen. Die aus der Teilung

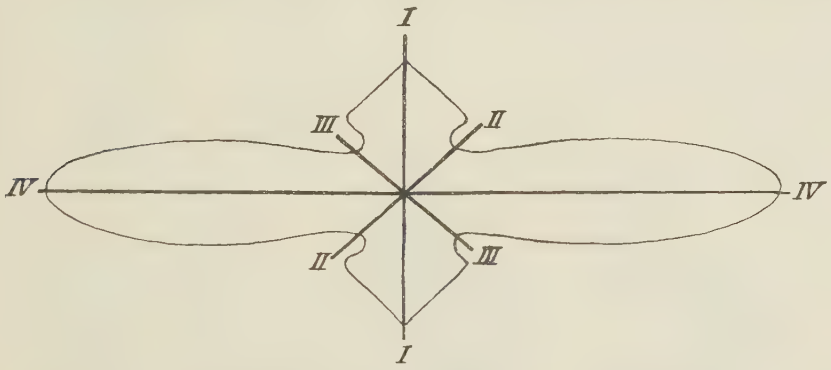


Abb. 13. Schematische Darstellung der Symmetrieebenen einer Doppelplanarie.

resultierenden Würmer bestanden dann bei einigermaßen gelungener Schnittführung aus je einem Körper und je einem annähernd halben alten und neuen Kopf.

Auffallend war es hier, wie schnell die beiden Kopfhälften, die durch ziemlich viel Gewebe voneinander getrennt sind und die doch bis zur Durchtrennung entgegengesetzt zueinander gelegen hatten, sich näherten. Unmittelbar nach dem Trennungsschnitt fand eine erhebliche, durch starke Pigmentanhäufung gekennzeichnete Kontraktion und Einkrümmung der Wundflächen statt, die schon fast zu einem Wundverschluß führte. Die Verwachsung erfolgte dann auch recht schnell. Die Bildung von Regenerationsgewebe trat nur in sehr geringem Maße ein. Die Köpfe waren nach dem Verwachsen zunächst mehr oder weniger unregelmäßig geformt. Dies liegt zweifellos an Unregelmäßigkeiten des Schnittes, teilweise aber auch sicher daran, daß das in der Verwachsungszone liegende Gewebe qualitativ und quantitativ noch nicht von der normalen Beschaffenheit ist. Diese Unregelmäßigkeiten

wurden je nach ihrer Art nach kürzerer oder längerer Zeit durch Regulation behoben. Die Bewegungen erfolgten schon recht bald ganz normal, es muß daher eine sehr schnell erfolgende Verschmelzung der Gehirnwundflächen angenommen werden.

Als Beispiel für eine derartige Trennung führe ich meine Beobachtungen an dem Doppeltier *Polycelis nigra* Nr. 108 an (Abb. 14). Das Exemplar war am 2. 3. 1927 gespalten worden und hatte einen Kopf im Schnittwinkel gebildet, der am Tag der Trennung dem ursprünglichen an Größe ungefähr gleich war. Die Regeneration der Körperenden war bis zu dieser Zeit so weit fortgeschritten, daß die regenerierten Teile

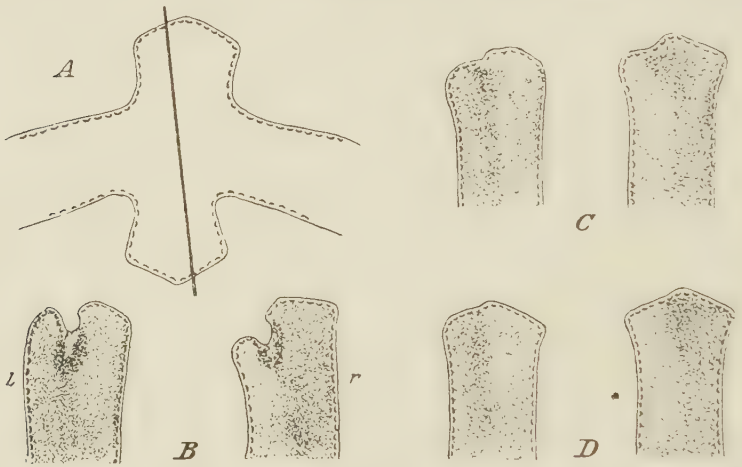


Abb. 14. Künstliche Teilung einer Doppelplanarie in zwei annähernd symmetrische Teiltiere. *A* Schnittführung; *B* die Teilstücke unmittelbar nach dem Eingriff; *C* und *D* Regulation der Teilstücke zu zwei normalen Tieren. *l* linkes Teiltier; *r* rechtes Teiltier.

schon ziemlich stark pigmentiert waren, so daß sie sich gerade noch von dem alten Gewebe unterscheiden ließen. Am 9. 6. 1927 wurde der Trennungsschnitt in der auf Abb. 14 A angegebenen Richtung ausgeführt. Das rechte Teiltier hatte also einen etwas größeren Teil des alten Kopfes und einen etwas kleineren Teil des neuen Kopfes zugeteilt bekommen, das linke umgekehrt. Abb. 14 B zeigt die Spalttiere unmittelbar nach dem Eingriff. Wie schnell die Wundheilung erfolgte, ist aus der am 10. 6. 1927 gezeichneten Abb. 14 C zu ersehen. Abb. 14 D wurde am 13. 6. 1927 gezeichnet. Nach etwa 14 Tagen war an keinem der Tiere eine Unregelmäßigkeit mehr zu erkennen.

Die weiterhin ebenfalls an *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* vorgenommenen Trennungen in der Richtung *II—II* und *III—III* ließen sich recht leicht ausführen. Die Ausrichtung der Köpfe und Hin-

terenden in eine Achse vollzog sich durch Kontraktion und Einkrümmung der Wundränder unmittelbar nach der Trennung. Die Tiere krochen auch recht bald in der normalen Weise umher. Die Wundheilung erfolgte sehr schnell. Abb. 15 zeigt diese Vorgänge an dem am 15. 6. 1927 getrennten Doppeltier *Planaria gonocephala* Nr. 132.

Ziemlich schwierig gestaltete sich die Trennung von Doppeltieren in der Richtung *IV—IV*. Sie wurde nur an *Planaria gonocephala* vorgenommen, weil diese Art wegen ihrer Größe am meisten Aussicht auf

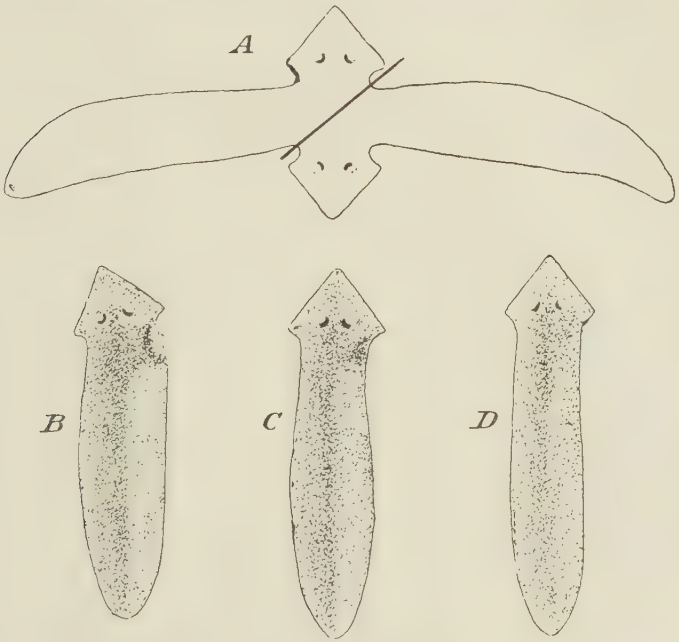


Abb. 15. Andersartige künstliche Teilung einer Doppelplanarie in zwei annähernd symmetrische Teiltiere. *A* Schnittführung; *B*, *C* und *D* Wundheilung und Regulation des aus dem alten Kopf und linken Körperende bestehenden Teiltieres.

das Gelingen des Trennungsschnittes bot. Kleine Abweichungen aus der Schnittrichtung ließen sich bei den sich lebhaft bewegenden Tieren nicht vermeiden. Nach erfolgter Durchtrennung machte sich bei den Teiltieren gleich eine Annäherung der Körperhälften aneinander bemerkbar. Diese erfolgte durch starke Kontraktion der Wundränder, besonders in der Nähe des Kopfes und wurde durch die bald beginnende Vorwärtsbewegung des Kopfes noch erhöht. Da ich aus den Teiltieren zwei möglichst normale Individuen erzielen wollte, suchte ich das Zusammenwachsen der Wundränder durch Aufstellen des Materials an einem hellen Standort und Beunruhigen der Tiere durch häufiges

Wenden der Schälchen zu begünstigen. Es gelang denn auch in vier Fällen, einigermaßen normale Tiere zu erhalten (Abb. 16). Bei zwei Exemplaren trat allerdings eine selbständige Verheilung der Körperenden am hintersten Ende ein, so daß die Tiere ein wenig doppelschwänzig waren.

Überhaupt ließ sich hier beobachten, daß sich bei diesen, den Spaltplanarien so ähnlichen Teiltieren, auch eine ziemlich starke Tendenz zur Doppelbildung bemerkbar machte. Wenn nämlich das Zusammen-

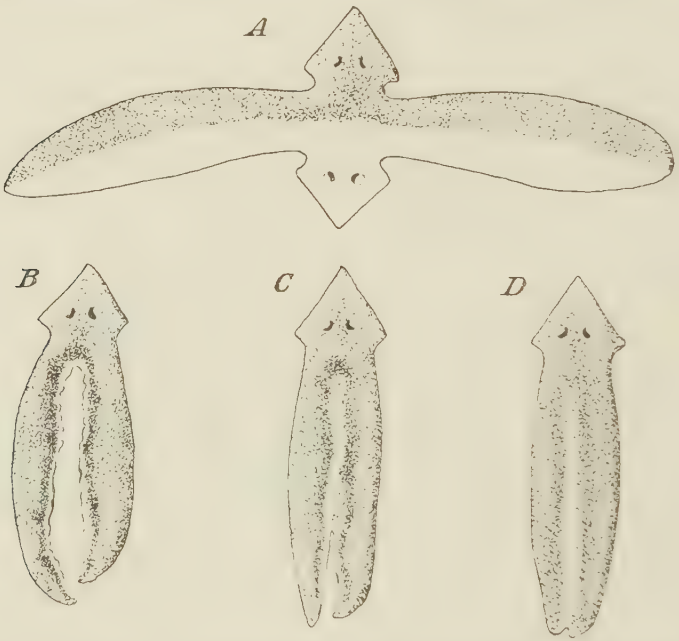


Abb. 16. Trennung einer Doppelplanarie in der Weise, daß das eine Teiltier nur aus altem Gewebe, das andere nur aus neuem Gewebe besteht. *A* Die Schnittführung verläuft an der Grenze des punktierten und unpunktierten Teiles der Zeichnung. *B*, *C* und *D* Zusammenlegung und Verschmelzung der Hinterenden des aus altem Gewebe bestehenden Teiltiers.

wachsen der Körperhälften nicht sehr schnell erfolgte, trat an diesen eine mehr oder weniger umfangreiche selbständige Wundheilung mit nachfolgenden Regenerationsvorgängen ein. Waren die Körperhälften der Teiltiere miteinander verwachsen, so machten sie äußerlich den Eindruck von normalen Tieren; eine die Verwachsungszone andeutende, schwach pigmentierte Linie blieb aber noch lange sichtbar. Da bei dem Trennungsschnitt die Pharynge verletzt und dann abgestoßen wurden, konnten die Tiere bis zur vollständigen Ersetzung dieser Organe natürlich keine Nahrung aufnehmen.

Folgerungen: Die ausgeführten und gelungenen Teilungen von Doppelplanarien mit dem Erfolg, daß aus den Teilungsprodukten nach Heilung der durch den Trennungsschnitt hervorgerufenen Wunde bzw. nach dem Zusammenwachsen der Wundflächen zwei normale Tiere entstanden, mögen zunächst als weiterer Beweis für die Doppelindividualität dieser Formen dienen. Auch auf die eigenartige Natur dieser Doppelindividuen, die besonders in den Beziehungen der Teile zueinander zum Ausdruck kommt, dürfte das Ergebnis der Teilungen hinweisen. Im ersten Fall der Teilung resultierten zwei Tiere, die aus je einem halben alten und neuen Kopf und je einem durch Regeneration vollständig gewordenen Körperende bestanden. Von den im zweiten Fall der Trennung erhaltenen Tieren bestand das eine aus dem alten Kopf und dem einen Körperende, das andere aus dem neuen Kopf und dem anderen Körperende. Im dritten Fall schließlich waren die Teiltiere dadurch gekennzeichnet, daß das eine aus dem alten Kopf und den alten Teilen beider Körperenden, das andere aber aus dem neuen Kopf und den regenerierten Teilen beider Hinterenden bestand.

Aus dieser je nach der Art der Führung des Trennungsschnittes verschiedenartigen Verwendung der Körperteile zum Aufbau zweier normaler Tiere dürfte hervorgehen, daß bei Doppelplanarien eine feste Zugehörigkeit bestimmter Körperteile zueinander und besonders die Zugehörigkeit je eines Kopfes zu einem bestimmten Körperende nicht vorliegt. Es muß vielmehr angenommen werden, daß, wie es ja schon durch die anatomischen Befunde und die Erörterungen über den Ursprung der Kopfbildung im Schnittwinkel wahrscheinlich gemacht wurde, jeder Kopf mit jedem der beiden Körperenden in etwa dem gleichen Zusammengehörigkeitsverhältnis steht, und daß die bei der Trennung des Doppeltieres erfolgenden, je nach der Lage der Trennungsebene verschiedenartigen Änderungen der Verhältnisse die verschiedenen Möglichkeiten des Zusammenwirkens der Körperteile zur Bildung zweier Individuen hervorrufen.

III. Kopfbildung an einer Spalthälfte.

1. Zufällig erhaltene Bildungen dieser Art.

Bei der Ausführung der zur Erzielung eines Kopfes im Schnittwinkel erforderlichen Spaltschnitte kam es bisweilen vor, daß, infolge einer plötzlichen Bewegung des Versuchsobjektes während des Eingriffs oder beim Nachspalten, der Schnitt aus der Richtung der Mittellinie abwich. Hierdurch wurde verursacht, daß in einigen Fällen eine Spalthälfte ganz oder zum Teil abgetrennt wurde oder daß, wenn die

Abweichung geringer war, sich der Einschnitt einem Körperende näherte und daher die betreffende Spalthälfte nur durch eine verhältnismäßig schmale Gewebebrücke mit dem Kopf in Verbindung blieb. Derartige Tiere überließ ich, da sie mir für meine damaligen Versuche, die eine annähernde Gleichheit der beiden Spalthälften erforderten, ungeeignet erschienen, sich selbst, ohne jedoch ihre Weiterentwicklung aus dem Auge zu verlieren. Dabei konnte ich feststellen, daß solche Exemplare, deren eine Spalthälfte ganz oder fast ganz durch den Fehlschnitt abgetrennt war, oder wegen der zu schmalen Verbindung mit dem übrigen Körper nach dem Eingriff abriß, durch Ersatz des verloren gegangenen Teiles wieder zu einheitlichen Tieren wurden. Ebenso regenerierten die abgetrennten oder abgerissenen Spalthälften, wenn sie nicht der Auflösung anheimfielen, zu vollständigen Individuen. Auch dann, wenn die eine Spalthälfte nur zum Teil abgetrennt war, fand ein mehr oder weniger starkes Zusammenwachsen des übrigbleibenden Restes mit der anderen Spalthälfte statt und es entstand auch hier nach Regeneration der fehlenden Teile ein normales Tier.

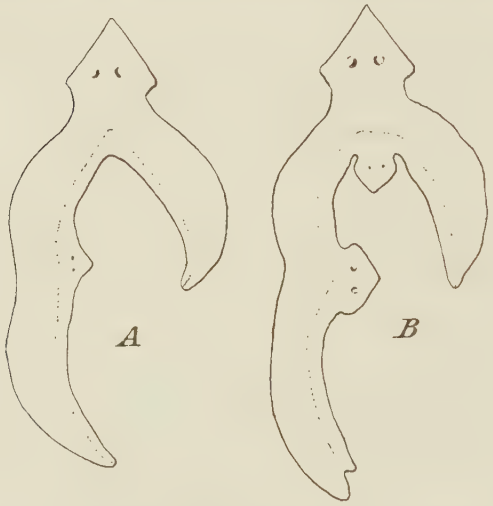


Abb. 17. Kopfbildung am linken Spaltschenkel und im Schnittwinkel bei einer *Planaria gonocephala*, deren rechter Spaltschenkel einige Tage nach der Operation abgerissen ist.

In einem Falle, wo allerdings das Abtrennen des größten Teils der rechten Spalthälfte nicht durch einen Fehlschnitt, sondern ohne sichtbaren Grund (das Tier war genau in der Mittellinie gespalten worden) spontan erfolgte, traten Kopfneubildungen ganz merkwürdiger Art ein.

Es handelt sich um das Objekt *Planaria gonocephala* Nr. 53. Das Tier war am 8. 2. 1927 von hinten in der Medianebene bis zur Nähe des Kopfes gespalten worden. Ein Nachspalten erübrigte sich, da ein Verwachsen der Spalthälften miteinander nicht eintrat. Nachdem sich das Tier am 12. 2. noch ganz normal verhalten hatte, war am 14. 2. der größte Teil der rechten Spalthälfte abgerissen. Bis zum 18. 2. hatte sich an der Regenerationszone des linken Spaltschenkels, und zwar ziemlich

entfernt vom Schnittwinkel, ein Regenerationskegel mit zwei deutlich sichtbaren Augen vorgewölbt (Abb. 17 A). Am 21. 2. wurde auch im Schnittwinkel ein Regenerationskegel sichtbar, an dem am 22. 2. zwei Augen zu erkennen waren (Abb. 17 B). Bis zum 1. 3. 1927 waren beide Köpfe schon so weit herangewachsen, daß sie die Bewegungen des Tieres stark beeinflußten (Abb. 18). Am 3. 3. war das Tier gestorben und schon in Auflösung übergegangen, so daß eine Konservierung nicht mehr möglich war.

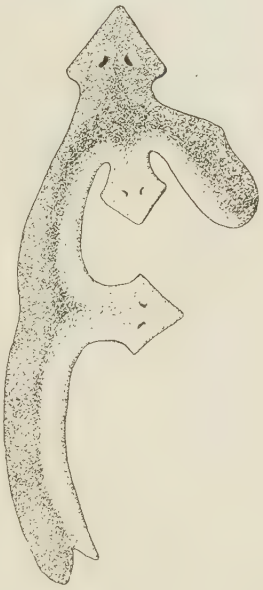


Abb. 18. Das auf Abb. 17 dargestellte Tier kurz vor seinem Tode.

Versuche, durch künstliche Eingriffe Kopfneubildungen ähnlicher Art zu erhalten, scheiterten und ich kann daher keine durch das Experiment belegte Erklärung für die Kopfbildung am linken Schenkel geben. Doch ist wohl anzunehmen, daß die Entstehung dieses Kopfes auf einen unbemerkt gebliebenen Quereinriß an dem betreffenden Spaltschenkel zurückzuführen ist. Das Gebilde scheint daher mit den unter anderen von VOIGT und STEINMANN beschriebenen Kopfbildungen an seit-

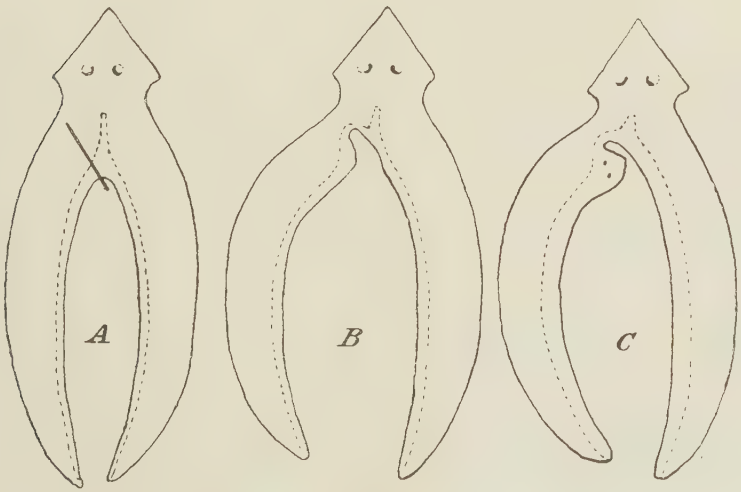


Abb. 19. Kopfbildung an dem linken Spaltschenkel infolge eines Fehlschnittes. *A* der dick ausgezogene Strich gibt die ungefähre Richtung und Tiefe des Fehlschnittes an. *B* und *C* Beginn der Kopfbildung.

lichen Quereinschnitten von den Körperrändern aus in bezug auf seine Entstehung verglichen werden zu können. Übrigens beschreibt Lus eine Kopfbildung ähnlicher Art bei einer von hinten gespaltenen *Planaria lugubris*.

Ebenfalls unbeabsichtigt erhielt ich eine Kopfbildung an einer Spalthälfte in unmittelbarer Nähe des Spaltwinkels infolge eines Fehlschnittes. Ich beschreibe diesen Fall, bevor ich auf die gerade zur Erzielung derartiger Bildungen unternommenen Versuche eingehe. Gelegentlich des Nachspaltens der am 2. 2. 1927 in der Mittellinie gespaltenen *Planaria gonocephala* Nr. 45 ging der zur Trennung der wieder etwas zusammengewachsenen Spalthälften geführte Schnitt nach links fehl, sodaß er die linke Spalthälfte in der Nähe des Kopfes bis auf eine schmale Gewebebrücke am äußeren Rand abtrennte (Abb. 19 A). Ein Abreißen der linken Spalthälfte trat wider mein Erwarten nicht ein, sondern es bildete sich an dieser, nachdem sich die Verbindungsbrücke durch Auftreten von Regenerationsgewebe etwas verbreitert hatte, in unmittelbarer Nähe des Schnittwinkels ein Regenreationskegel, der am 10. 2. nach dem Auftreten von Augen als Kopf erkannt wurde (Abb. 19 B und C). Die weitere Entwicklung dieses Kopfes ging in derselben Weise vor sich, wie sie bei später experimentell erzielten, analogen Bildungen erfolgte.

2. Experimentelle Erzeugung eines Kopfes an einer der Spalthälften in unmittelbarer Nähe des Längsschnittwinkels.

Um einen Kopf an einer Spalthälfte in unmittelbarer Nähe des Endpunktes des Medianschnittes zu erzielen, wählte ich dieselbe Schnittführung, die Goetsch zu demselben Zweck, allerdings mit nicht sehr großem Erfolg, bei *Planaria lugubris* anwandte. Als Material für diese Versuche nahm ich nur die Art *Planaria gonocephala*, weil sie mir wegen ihrer schon beschriebenen Vorzüge die meiste Aussicht auf ein Gelingen der Experimente versprach. Die Eingriffe bestanden darin, daß ich zunächst einen Medianschnitt bis dicht hinter den Kopf und dann vom Endpunkt des Medianschnitts nach rechts oder links ungefähr senkrecht zu diesem, einen Querschnitt so weit führte, daß die betreffende Spalthälfte nur durch eine schmale Gewebebrücke mit der ungespaltenen Kopfregion in Verbindung blieb. Die Ausführung des Querschnittes war nicht ganz einfach, da durch plötzliche Kontraktionen an der betreffenden Körperstelle oder auch durch Abgleiten der Lanzette auf dem schlüpfrigen Epithel der Schnitt häufig zu weit geführt und die betreffende Spalthälfte ganz abgetrennt wurde. Selbst wenn der Eingriff

einigermaßen nach Wunsch verlaufen war, so war doch ein großer Teil des Materials unbrauchbar, weil einerseits auch nach der Operation häufig die eingeschnittene Spathälfte abriß, auf der anderen Seite aber auch ein Zusammenwachsen der Wundränder des Querschnittes und sogar eines Teiles des Medianschnittes eintreten könnte. Ein Nachspalten zusammengewachsener Teile führte wegen der Schwierigkeit, die ursprüngliche Schnittlinie einzuhalten, nicht zum Erfolg. Es war auch

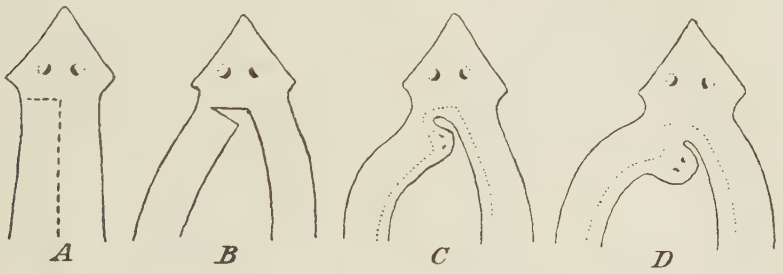


Abb. 20.

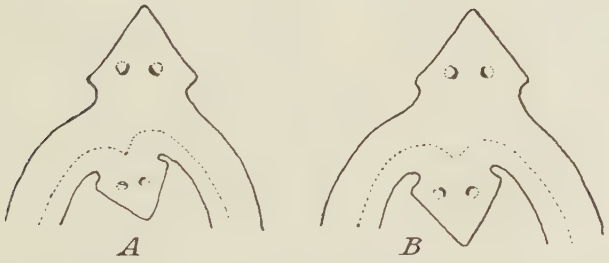


Abb. 21.

Abb. 20 und 21. Kopfbildung am linken Spaltschenkel nach Führung des Medianschnittes und eines zu diesem senkrecht verlaufenden Quereinschnittes in die Basis des linken Spaltschenkels. Abb. 20 *A*. Schnittführung, *B C D* und Abb. 21 *A B* Verlauf der Kopfbildung und Richtungsänderung und Verlagerung des neuentstandenen Kopfes (schematisch).

hier angebracht, die Tiere im Dunkeln aufzustellen, um dadurch ihre Bewegungen auf ein Minimum zu reduzieren. Von 17 in dieser Weise operierten Würmern waren zwölf unbrauchbar, fünf wegen nachträglichen Abreißens der inzidierten Spalthälfte und sechs wegen zu starker Verwachsungen der Wundränder; ein Exemplar ging ein. Bei den übrigen fünf Tieren erfolgte eine Kopfneubildung.

Als Beispiel nehme ich *Planaria gonocephala* Nr. 193. Diese war am 12. 8. 1927 in der angegebenen Weise operiert worden (Abb. 20 A und B). Eine Nachspaltung war nicht nötig, da ein nennenswertes Verwachsen der Wundränder nicht eintrat. Das Tier lag meist ruhig da und spreizte die an der Basis inzidierte Spalthälfte etwas zur Seite. Am

17. 8. konnte ich die Vorwölbung eines Regenerationskegels an der verheilten Quereinschnittfläche des Spaltendes beobachten. Am 19. 8. waren deutlich zwei Augen zu erkennen (Abb. 20 C). Die weiteren Vorgänge waren dadurch besonders überraschend, daß der, an der Quereinschnittfläche der Spalthälfte entstandene, fast nach vorn gerichtete Kopf bei seinem Wachsen und nach weiterer Regeneration der Spalthälften allmählich aus seiner ursprünglichen Richtung nach hinten abgebogen wurde. Hiermit parallel verlaufend verbreiterte sich auch durch auftretendes Regenerationsgewebe die ursprünglich nur schmale Verbindungsbrücke (Abb. 20 D). Dadurch wurde der nun schon nach hinten gerichtete Kopf auch noch nach rechts verlagert. Die Verlagerung war bis Mitte Oktober so weit fortgeschritten, daß die Zugehörigkeit des Kopfes zum linken Körperende kaum noch erkannt werden konnte (Abb. 21 A und B und Abb. 22). Diese Richtungsänderung und Verlagerung des ursprünglich an dem Quereinschnitt einer Spalthälfte entstandenen Kopfes konnte ich in ähnlicher Weise bei allen derartigen Objekten beobachten. Sie waren schließlich von solchen Tieren, deren Kopf im Medianschnittwinkel entstanden war, kaum noch zu unterscheiden.

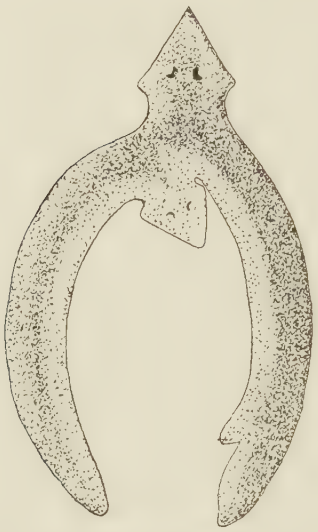


Abb. 22. *Planaria gonocephala* mit einem am Quereinschnitt der linken Spalthälfte entstandenen Kopf. Die Richtungsänderung und Verlagerung ist teilweise erfolgt.

3. Anatomische Verhältnisse.

Ein derartiges Exemplar (*Planaria gonocephala* Nr. 196), mit einem am Quereinschnitt der rechten Spalthälfte entstandenen Kopf, wurde am 3. 10. 1927 konserviert und in Schnittserien zerlegt. Der neue Kopf hatte an diesem Tage die Größe des ursprünglichen noch nicht erreicht, die Richtungsänderung war schon erfolgt, während die Verlagerung zwar deutlich bemerkbar, aber offensichtlich noch nicht abgeschlossen war. Die Schnittserie zeigt, daß auch hier die beiden Gehirne ohne Verbindung miteinander waren, besonders aber, daß das neue Gehirn nicht, wie die Art und Weise der Kopfbildung vermuten ließ, irgendwie dem alten Seitenstrang der rechten Spalthälfte angeschlossen war. Vielmehr

lagen die Dinge, wenigstens die Nervensysteme betreffend, durchaus so, wie bei solchen Tieren, die den Kopf ursprünglich im Winkel des Medianschnittes angelegt hatten. Das heißt, auch hier bildeten das neue Gehirn mit den neuen Längsnervenstämmen und das alte Gehirn mit den beiden alten zwei, allerdings durch Kommissuren zwischen den

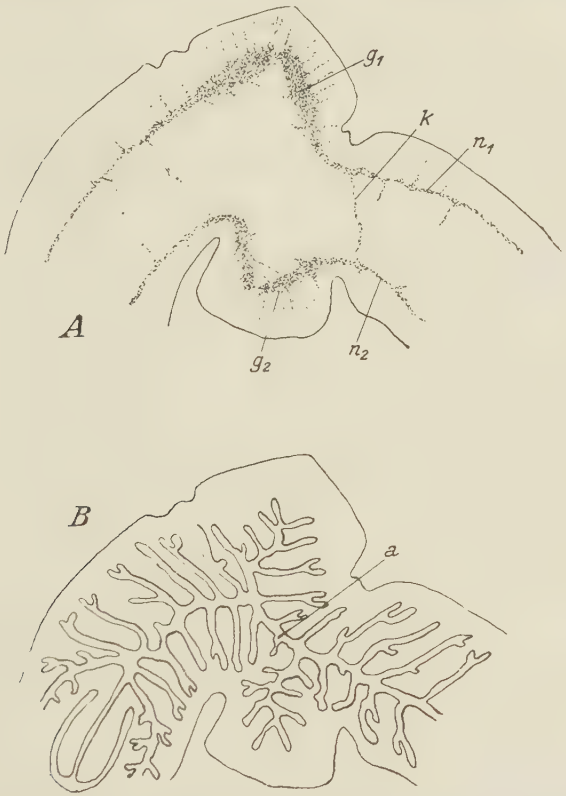


Abb. 23. Kombinierte Frontalschnittbilder durch eine *Planaria gonocephala* mit ursprünglich am Quereinschnitt des rechten Spaltschenkels entstandenem Kopf, nach dessen teilweiser Richtungsänderung und Verlagerung. *A* Nervensysteme; g_1 altes Gehirn; g_2 neues Gehirn; n_1 alte Hauptnervenstämme; n_2 neue Hauptnervenstämme; *k* Commissur; *B* Kopfdarmäste; *a* anastomosierende Divertikel.

Längsnervenstämmen verbundene Nervensysteme (Abb. 23 A). Bei den Kopfdarmästen lagen die Verhältnisse etwas anders. Der Kopfdarm der linken Spalthälfte verlief vom Pharynx aus ungefähr parallel zu den Körperrändern, dem Rande des regenerierten Gewebes etwas näher liegend, bis dicht hinter den alten Kopf, machte dann einen deutlichen Knick und führte weiter in den alten Kopf hinein. Der Kopfdarm der rechten Spalthälfte verlief ganz ähnlich und bog dann ebenfalls

mit einem ziemlich scharfen Knick in den neuen Kopf ein. Zwei ungefähr von den beiden Darmknicken ausgehende Darmdivertikel anastomosierten miteinander und stellten somit die Verbindung zwischen beiden Kopfdarmästen her (Abb. 23 B).

Ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen Kopfdarmverhältnissen und denen von Tieren mit ursprünglich im Schnittwinkel angelegten Köpfen (vgl. Abb. 3) scheint mir trotz der zunächst verschiedenartig anmutenden Bilder nicht vorzuliegen. Es ist meiner Ansicht nach jedenfalls gut denkbar, daß durch weitere Verlagerung des neugebildeten Kopfes (in diesem Falle nach links) die beiden Kopfdarmäste an ihrer Knickungsstelle sich so weit nähern, daß sie unter Reduktion der anastomosierenden Divertikel direkt ineinander übergehen und daß so eine kreuzförmige Darmanastomose etwa in der auf Abb. 3 angegebenen Art entsteht.

Die Ausbildung der Organe in den regenerierten Hinterenden war mit Ausnahme einer Pharynxdoppelbildung, die ich im Zusammenhang mit ähnlichen Erscheinungen noch behandeln werde, normal. Allerdings war auch hier der Darmapparat etwas nach der regenerierten Seite zu verschoben, so daß keine völlige Symmetrie vorhanden war.

Beobachtungen am lebenden Objekt: Die Tiere bewegten sich, wenn die Kopfbildung am Quereinschnitt einer Spalthälfte eingesetzt hatte, zunächst in der Weise, daß der ursprüngliche Kopf führte und die beiden Spalthälften nachgeschleppt wurden. Hierbei zeichnete sich die Spalthälfte, an der der neue Kopf entstanden war, dadurch aus, daß sie meist bedeutend mehr aus der Kriechrichtung abgespreizt wurde als die andere. Bei weiterem Wachsen kam auch bald die Richtungsänderung des neuen Kopfes zum Ausdruck, indem dieser lebhafte Versuche machte, in entgegengesetzter Richtung zum alten Kopf zu kriechen. Bei der fortschreitenden Verlagerung des neuen Kopfes wurden die Bewegungsbilder den bei Tieren mit ursprünglich im Medianschnittwinkel angelegten Kopf beobachteten immer ähnlicher, bis sie ihnen nach Abschluß der Verlagerung völlig glichen.

Folgerungen: Die Tatsache, daß bis in die Nähe des Kopfes mediangespaltene Planarien, deren eine Spalthälfte vom Endpunkt des Medianschnittes aus senkrecht zur Hauptachse eingeschnitten wird, an der Einschnittfläche der Spalthälfte einen zunächst nach vorn gerichteten Kopf bilden und die spätere Richtungsänderung und Verlagerung dieses Kopfes bringen zwei Fragen mit sich. 1. Auf welche Ursachen ist die Bildung eines Kopfes am Quereinschnitt einer Spalthälfte zurückzuführen? 2. Welche Faktoren veranlassen die spätere Richtungsänderung und Verlagerung dieses Kopfes?

Bei dem Versuch der Beantwortung der ersten Frage gehe ich aus von den Verhältnissen, wie sie bei einem Tier kurz nach der Operation vorliegen. Durch den Quereinschnitt an der Basis der Spalthälfte wird natürlich der größte Teil des Kopf- und Spalthälften verbindenden Gewebes durchtrennt. Vermutlich geht diese Durchtrennung so weit, daß auch der betreffende Längsnervenstamm in Mitleidenschaft gezogen wird. Das selbständige Verhalten der nur durch einen schmalen Gewebsstreifen mit dem Kopf verbundenen Spalthälfte, das, wie schon erwähnt, ein häufiges Abreißen dieser Körperpartie zur Folge hat, scheint mir dies zu bestätigen. Wenn nun die Verbindungsbrücke zwischen Kopf und Spalthälfte so schmal ist, daß sie in vielen Fällen abreißt, so ist sehr wohl denkbar, daß, wenn ein Durchreißen nicht eintritt, der Einfluß des Kopfes auf die betreffende Spalthälfte derartig reduziert ist, daß diese sich verhält, als ob sie praktisch in keinem Zusammenhang mit dem Kopf mehr stünde. Der Anstoß zur Kopfneubildung dürfte also von der durch den Quereinschnitt vom übrigen Organismus isolierten Spalthälfte ausgehen.

Für die Beantwortung der zweiten Frage muß ich vorausschicken, daß eigentlich zu erwarten wäre, daß die isolierte Spalthälfte gerade nach dem Einsetzen der Kopfbildung besonders leicht abreißen würde. Dies habe ich aber mit Ausnahme eines später zu besprechenden Sonderfalles nicht beobachtet. In demselben Maße nämlich, wie das Wachstum des neuen Kopfes fortschreitet, verbreitert sich auch die dünne Verbindungsbrücke durch Regenerationsgewebe. Hierdurch wird der Kopf, der ja zunächst Platz hatte, vom Quereinschnitt nach vorn zu wachsen, allmählich nach hinten abgedrängt. Die inneren Ursachen dieser Vorgänge sind nach dem anatomischen Befund in den Beziehungen der regenerierenden nervösen Elemente zueinander zu suchen. Es wäre naheliegend anzunehmen, daß das von der Quereinschnittfläche der inzidierten Spalthälfte aus regenerierende Gehirn, dessen eine Seite ganz in der Nähe des vermutlich bei der Operation verletzten Längsnervenstammes entsteht, mit eben diesem in unmittelbare Verbindung treten würde. In diesem Falle würde die betreffende Spalthälfte nach vollständiger Regeneration des Gehirns und des anderen Längsnervenstammes über ein normal verbundenes Nervensystem verfügen, und daher wäre ein späteres Abreißen dieser zu einem normalen Tier regenerierten und nur durch indifferentes Gewebe mit dem übrigen Organismus verbundenen Spalthälfte wahrscheinlich.

Wie schon aus Abb. 23 A zu ersehen ist, findet die unmittelbare Verbindung des neuen Gehirns mit einem alten Längsnervenstamm

nicht statt. Es muß vielmehr angenommen werden, daß bei beginnender Verbreiterung der Verbindungsbrücke in dieser neues Nervengewebe entsteht, das das neugebildete Gehirn mit dem neuen Längsnervenstamm der anderen Spalthälfte verbindet. Durch diesen nervösen Zusammenhang des ursprünglich von einer Spalthälfte gebildeten Gehirns mit der anderen Spalthälfte wird nun meines Erachtens das Verhalten des neugebildeten Kopfes weitgehend beeinflußt. Er gehört ja jetzt nicht mehr einer Spalthälfte an, sondern steht in annähernd gleichen Beziehungen zu den neuen Längsnervenstämmen beider Spalthälften. Die spätere Verlagerung des Kopfes in den Winkel, den beide Spalthälften bilden, ist wohl zum großen Teil auf die regulierende Beeinflussung des Kopfes durch beide Spalthälften zurückzuführen. Sicher tragen aber auch die Bewegungen des neuen Kopfes in der dem alten Kopf entgegengsetzten Richtung zu der endgültigen Regulation bei.

Der im Quereinschnitt einer Spalthälfte entstandene, ursprünglich nach vorn gerichtete Kopf zeigt also, obgleich seine Entstehung auf ganz andere Ursachen zurückzuführen ist, nach seiner vollständigen Regeneration und Abdrängung in den Winkel der Spalthälften in seiner Lage, Anatomie und Funktion eine völlige Analogie mit den ursprünglich im Schnittwinkel entstandenen Köpfen.

Im Gegensatz zu meinen Beobachtungen kommt Lus, der ebenfalls Kopfbildungen an einer Spalthälfte in unmittelbarer Nähe des Schnittwinkels erhielt, zu dem Schluß, daß ein ganz leichtes Verschieben des Kopfregenerationskegels vom Schnittwinkel zu einer der Spalthälften zur Vereinigung des entstandenen Kopfes mit der betreffenden Spalthälfte führt, während der normale Kopf mit der anderen Spalthälfte eine Einheit bildet. In einem Falle beobachtete Lus auch die Durchtrennung eines solchen Doppeltieres in der Weise, daß der neugebildete Kopf mit dem Körperende, an dem er entstanden war, und der normale Kopf mit dem anderen Körperende vereinigt blieb.

Anatomische Studien hat Lus, soweit ich feststellen konnte, an diesen Formen nicht gemacht. Die inneren organischen Zusammenhänge sind also vermutlich unberücksichtigt geblieben. Die Trennung eines solchen Doppeltieres in der von Lus beschriebenen Weise halte ich ebenso wie die schon erwähnten, von Keil beobachteten Trennungen und einen noch zu beschreibenden Fall ähnlicher Art, den ich selbst feststellte, für eine ganz zufällige Erscheinung.

IV. Experimentelle Erzeugung von zwei Köpfen in unmittelbarer Nähe des Längsschnittwinkels.

Schon van Duyne und Morgan haben beobachtet, daß nach der Spaltung von Planarien in der Mediane bis in die Nähe des Kopfes sich in einigen Fällen im Schnittwinkel nicht nur ein Kopf, sondern deren zwei bildeten. Eine Erklärung, auf welche Ursachen das verschiedenartige Verhalten zurückzuführen sei, gaben diese Forscher aber nicht. Goetsch glaubt nun, daß die Entstehung von zwei Köpfen in nicht besonders beachteten Verletzungen des Gewebes der Spalthälften bei der Ausführung des Medianschnittes zu suchen ist. Er nimmt an, »daß in solchen Fällen an seitlichen, bei der Schnittführung entstehenden Spaltungen neue, eigentlich nach vorn sehende Köpfe angelegt werden, die nur durch Verwachsungsprozesse ihre Richtung ändern«.

Goetsch suchte daher durch künstliche Quereinschnitte an beiden Spalthälften ähnliche Bedingungen zu schaffen, um so experimentell zwei Köpfe im Schnittwinkel zu erzielen. Er schreibt über den Erfolg seiner Versuche: »Bei den meisten derartig behandelten Planarien (*Planaria lugubris*) glückte es nicht, an diesen Zwickeln Köpfe zu erhalten. Vielmehr kam es meist zu Verwachsungen, wenn die queren Schnitte nicht groß waren oder zu Zerreißungen, wenn sie zu tief das Gewebe durchtrennt hatten. In zwei Fällen entstanden jedoch an diesen Stellen Kopfanlagen .... Bei keinem der Versuche war es mir gelungen, zwei Köpfe im Schnittwinkel zu erzeugen. Die beiden angeführten Fälle dürften aber wohl genügen, um darzutun, wie man sich das Entstehen von zwei akzessorischen Vorderteilen bei gespaltenen Planarien vorzustellen hat.«

Zur Nachprüfung und eventuellen Bestätigung der Goetschschen Annahme operierte ich eine Anzahl Planarien (*Planaria gonocephala*) in der von diesem angegebenen Weise. Am besten ließ sich der Eingriff so ausführen, daß zunächst dicht hinter dem Kopf mit einer meißelförmig angeschliffenen Lanzette ein Querspalt eingeschnitten wurde, der sich bis ziemlich nahe an die beiden Körperränder erstreckte. Durch diesen Schnitt wurden die Bewegungen der Tiere stark reduziert, so daß der Medianschnitt von hinten bis in die Mitte des Querspaltes ziemlich leicht auszuführen war. Selbstverständlich war trotz aller Vorsichtsmaßnahmen bei den meisten Objekten ein späteres Abreißen der einen oder anderen Spalthälfte oder ein zu starkes Verwachsen der Wundränder nicht zu vermeiden. Dennoch gelang es mir in mehreren Fällen, an den Querschnitten beider Spalthälften Köpfe zu erzielen.

Von 24 derartig behandelten Planarien riß bei elf Exemplaren schon im Verlauf von 24 bis 48 Stunden eine Spalthälfte ab. Bei sechs Tieren verwuchsen die Quereinschnitte und zum Teil auch die Medianschnitte, sodaß sich in drei Fällen nur ein Kopf, in drei weiteren wegen zu starker Verwachsung überhaupt keiner bildete. Bei sechs Tieren entstanden an den Quereinschnitten zwei Köpfe. Von diesen riß einem Exemplar, nachdem die Bildung von zwei Köpfen eingesetzt hatte, und die Augen eben sichtbar geworden waren, eine Spalthälfte in der Weise ab, daß alle drei Köpfe der anderen Spalthälfte verblieben. Auf weitere Vorgänge an diesem Tier mit drei Köpfen und nur einem Hinterende werde ich noch eingehen.

Als Beispiel für die Vorgänge bei der Bildung von zwei Köpfen an den Quereinschnitten der Spalthälften nehme ich die am 30. 9. 1927 in

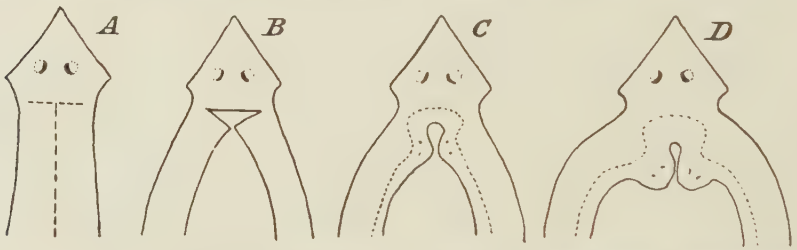


Abb. 24. Verlauf der Bildung von zwei Köpfen an den zwei vom Endpunkt des Medianschnittes aus geführten Quereinschnitten in die Spaltschenkel.

der angegebenen Weise operierte *Planaria gonocephala* Nr. 263 (Abb. 24 A und B). Am 1. 10. ist ein Verwachsen der Wundränder miteinander nicht eingetreten. Das vor Licht geschützt aufgestellte Tier liegt mit auseinandergespreizten Spalthälften ruhig da. Am 8. 10. ist an den Quereinschnitten beider Spalthälften je ein Regenerationskegel mit einem kleinen Pigmentfleck sichtbar. Am 10. 10. sind die Regenerationskegel deutlich als Köpfe erkennbar, und es befinden sich an jedem zwei Augen (Abb. 24 C). Am 15. 10. ist ein weiteres erhebliches Wachsen der Köpfe und ihre beginnende Verdrängung nach hinten zu beobachten (Abb. 24 D). Am 1. 11. sind beide Köpfe durch weitere Verdrängung und Verlagerung ganz dicht aneinander gerückt und haben fast die Größe des alten Kopfes erreicht. In den nächsten Wochen beginnen die nun vollständig ausgewachsenen Köpfe die Führung zu übernehmen. Sie sind jetzt so nahe aneinandergerückt, daß sie an ihrer Basis ineinander übergehen (Abb. 25). In diesem Zustand befindet sich das Tier noch am 26. 1. 1928. An einem andern Exemplar sind in dieser Zeit Reduktionen eingetreten, die ich dann noch besprechen werde.

Folgerungen: Aus den gelungenen Versuchen, zwei Köpfe in unmittelbarer Nähe des Medianschnittes durch Führung von Querschnitten zu erzielen, dürfte hervorgehen, daß die Goetschsche Ansicht über die Entstehungsursache berechtigt ist. Man hätte sich den Vorgang dann so vorzustellen, daß durch die beiden Quereinschnitte die Isolierung beider Spalthälften von dem nicht gespaltenen vorderen Körperende bewirkt worden ist und daß eben diese Isolierung die Einleitung der Kopfregeneration an den Quereinschnitten beider fast selbständig gewordenen Spalthälften auslöst. Die spätere Verlagerung der beiden neugebildeten Köpfe muß wohl auch hier auf Wachstums- und Regenerationsprozesse an den Verbindungsbrücken und in deren Nähe zurückgeführt werden. Wegen der nur geringen Anzahl der mir zur Verfügung stehenden Tiere, die ich außerdem für weitere Beobachtungen benötigte, war es mir nicht möglich, anatomische Untersuchungen, besonders über die Verhältnisse der Nervensysteme, anzustellen. Jedenfalls muß aber auch hier die Zusammengehörigkeit der alten Elemente einerseits und der neuen andererseits angenommen werden. Der Unterschied von Tieren mit nur einem Kopf im Schnittwinkel besteht nur darin, daß die neugebildeten nervösen Elemente aus zwei miteinander verbundenen, aus je einem Gehirn und einem Hauptnervenstamm bestehenden unvollständigen Nervensystemen zusammengesetzt sind. Zusammenfassend läßt sich vielleicht über die Verhältnisse folgendes sagen. Die Entstehung zweier Köpfe an seitlichen Quereinschnitten der Spalthälften ist als ursprünglich zweckmäßiger und natürlicher Regenerationsvorgang an den durch Quereinschnitte vom Kopf isolierten Spalthälften aufzufassen. Nur in solchen Fällen, wo eine völlige Isolierung durch Abtrennung der Spalthälften eintritt, bleibt die Kopfregeneration an ihnen zweckmäßig. Wenn aber allmählich durch Regenerations- und Verwachsungsprozesse wieder eine festere Verbindung zwischen dem ursprünglichen Kopf und den Spalthälften hergestellt wird, geht die

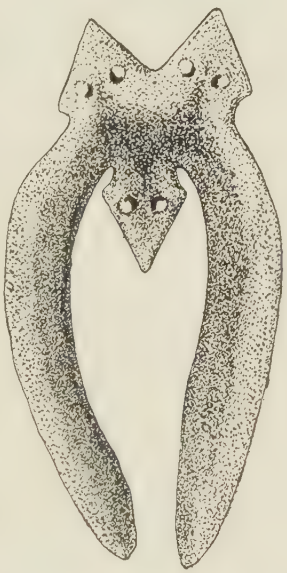


Abb. 25. *Planaria gonocephala* mit zwei voll ausgebildeten Köpfen am Schnittwinkel in der Bewegung (die beiden neuen Köpfe führen).

Zweckmäßigkeit verloren, und man bekommt das Bild einer sinnlos erscheinenden und auch praktisch für das Tier sicherlich nicht vorteilhaften Hyperregeneration.

V. Erzeugung von Planarien mit drei Köpfen und drei Hinterenden.

Bei der Ausführung der Versuche, Planarien mit drei- bzw. vier Köpfen und ebensoviel Vorderenden zu erzielen, ging ich von dem Gedanken aus, daß, wenn es möglich war, durch die schon erwähnten Eingriffe, Planarien mit doppelter Individualität zu erzielen, auch die Möglichkeit vorhanden sein muß, durch geeignete Eingriffe Tiere mit dreibez. vierfacher Individualität herzustellen. Als Material für diese Versuche wählte ich möglichst kräftige Doppelplanarien (*Planaria gonocephala*), die einen Kopf im Schnittwinkel gebildet hatten, nach vollständiger Ausbildung dieses Kopfes und Ergänzung der Spalthälften zu zwei normalen Körperenden. An diesen Objekten ging ich nun in

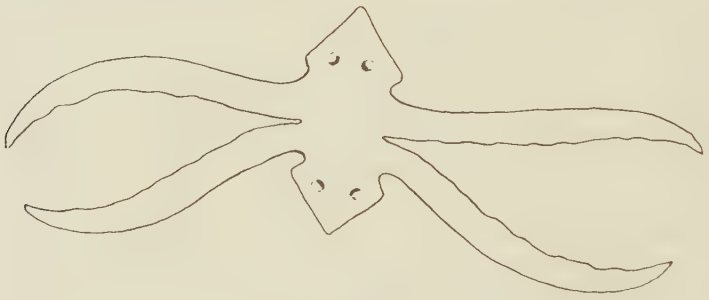


Abb. 26. Spaltung der Körperenden einer Doppelplanarie zur Erzielung weiterer Köpfe in den Spaltwinkeln.

der Weise vor, daß ich sie von den beiden Hinterenden aus in der Mediane bis zum Beginn der Kopfregion spaltete, so daß sie nur durch das die beiden Köpfe verbindende Gewebe in Zusammenhang blieben (Abb. 26).

Bei einem großen Teil der Tiere mißglückte der Eingriff wegen der sofort beginnenden Verdrehungen und Einkrümmungen der Hinterenden und der Köpfe. Auch wenn es gelungen war, die Spaltschnitte in der geplanten Weise auszuführen, trat fast immer ein starkes Verwachsen der Spalthälften ein, so daß es trotz häufigen Nachspaltens nur in zwei Fällen gelang, wenigstens einen Spaltschnitt ganz offen zu halten. Von diesen beiden Tieren zeigte das eine 10 Tage nach dem letzten Nachspalten im Winkel des Spaltschnitts des rechten Körperendes einen etwas nach der Seite der rechten Spalthälfte zu verlagerten Regenerationskegel, der 2 Tage später nach dem Auftreten eines Auges

als Kopf erkannt werden konnte. Bald wurde auch das zweite Auge sichtbar, und die weitere Entwicklung des Kopfes war ganz normal (Abb. 27). Die Spaltenden des linken Körperendes waren vollständig wieder miteinander verwachsen. Nach einigen Wochen riß der neugebildete Kopf zusammen mit der rechten Spalthälfte des rechten Körperendes ab.

Bei dem andern Exemplar konnte ebenfalls die Entstehung eines kopfähnlichen Regenerationskegels beobachtet werden. Dieser wuchs

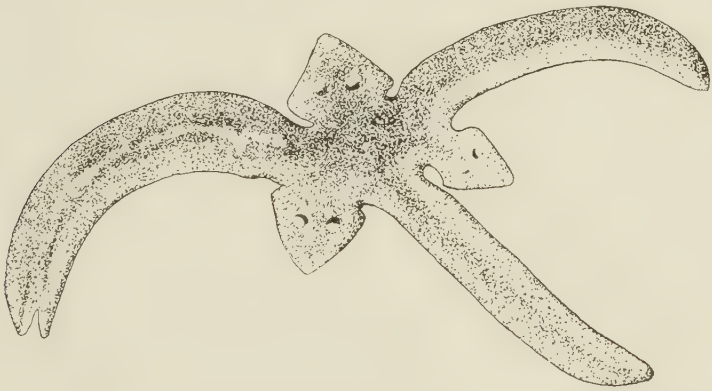


Abb. 27. *Planaria gonocephala*, die in der auf Abb. 26 angegebenen Weise gespalten wurde, hat am Spaltwinkel des rechten Körperendes einen Kopf gebildet. Der Spaltschnitt des linken Körperendes ist wieder verwachsen.

aber nicht weiter und es bildeten sich an ihm auch keine Augen. Vermutlich waren hier die Verwachsungsvorgänge so stark, daß durch sie die Weiterentwicklung des Kopfregenerates verhindert wurde.

Ich erwähnte schon, daß es mir in keinem Falle gelang, die Spaltschnitte an beiden Körperenden in der erforderlichen Weise offen zu halten, und ich konnte daher auch kein Tier mit vier Köpfen und vier Hinterenden erzielen. Meine Versuche dürften jedoch beweisen, daß unter entsprechend günstigen Umständen die Möglichkeit der experimentellen Erzeugung auch solcher Bildungen angenommen werden muß.

VI. Mehrfachbildung anderer Organe und Körperteile bei Spaltplanarien.

Über Mehrfachbildungen der verschiedensten Organe und Körperteile bei Planarien besteht eine umfangreiche Literatur. Der Übersichtlichkeit halber werde ich die Angaben der Autoren im Rahmen der einzelnen folgenden Kapitel aufführen.

1. Nebenaugenbildung.

Das gelegentliche Auftreten von überzähligen Augen an eigentlich zweiäugigen Planarien ist bei einer ganzen Anzahl von Arten festgestellt worden. Bei der Mehrzahl dieser Arten tritt die Erscheinung nur selten auf, und man kann sie daher ohne weiteres als abnorm auffassen. Es sind aber auch Formen bekannt, bei denen solche überzählige oder Nebenaugen verhältnismäßig häufig und hinsichtlich ihrer Lage zu den Hauptaugen in regelmäßiger Anordnung auftreten. Unter diesen Arten nimmt *Planaria polychroa* eine besonders ausgezeichnete Stellung ein. Lang hat festgestellt, daß ungefähr 50% der von ihm auf die Zahl der Augen untersuchten Tiere dieser Art im Besitz von einem oder zwei Nebenaugen waren. Lang kommt zu dem Schluß, daß die Nebenaugen von *Planaria polychroa* nicht als Mißbildungen aufzufassen sind, sondern er nimmt an, daß die größte Zahl der Individuen dieser Art, wenn sie nur lange genug am Leben bleibt, einmal diese Nebenaugen, die übrigens fast immer eine gewisse regelmäßige Anordnung zeigen, bekommen wird.

Solche überzähligen Augen kommen nun auch bei sonst ganz normalen Exemplaren der Art *Planaria gonocephala* vor. Jaenichen, der diese Bildungen zuerst näher beschreibt, stellt fest, daß die Lage der Nebenaugen in bezug auf die Hauptaugen ziemlich konstant ist, und zwar entweder vor den Hauptaugen, doch etwas nach der Mittellinie zu verschoben, oder hinter den Hauptaugen und etwas nach dem Rande zu verlagert. Hesse untersuchte eine Reihe *Planaria gonocephala* auf die Zahl ihrer Augen und stellte fest, daß ungefähr der dritte Teil des daraufhin beobachteten Materials Nebenaugen, und zwar meistens deren zwei besaß. Nach seiner Ansicht entstehen die Nebenaugen durch Abspaltung von den Hauptaugen. Auch ich konnte bei *Planaria gonocephala* gelegentlich Nebenaugen beobachten und unternahm daher eine Augenzählung an 125 normalen, ungefähr ausgewachsenen Exemplaren. Hierbei fand ich, daß sieben Individuen ein Nebenauge und zwei Individuen zwei Nebenaugen besaßen. Die Nebenaugen befanden sich in der von Jaenichen angegebenen normalen Lage.

Was mich überhaupt veranlaßte, mich mit den Nebenaugen von *Planaria gonocephala* zu beschäftigen, war die Tatsache, daß ich häufig an operierten Tieren dieser Art, also Exemplaren mit gestörtem Organismus, das Auftreten solcher Nebenaugen beobachten konnte. Das Vorkommen dieser Nebenaugen erstreckte sich hierbei nicht nur auf den alten, bei dem Eingriff unverletzt gebliebenen Kopf, sondern auch auf entstehende Kopfregenerate. An letzteren bildeten sich auch gelegent-

lich Nebenaugen, die nicht in der normalen Lage zu den Hauptaugen angeordnet waren. Nachfolgend gebe ich einige Beispiele derartiger Nebenaugenbildungen.

Am 8. 2. 1927 war *Planaria gonocephala* Nr. 52 vom Kopf aus in der Mittellinie bis in die Nähe des Körperendes gespalten worden. Am 19. 2. war die linke Spalthälfte abgerissen. Diese hatte wegen mehrfacher Nachspaltung bis zu dieser Zeit an der Wundfläche noch fast gar kein Regenerationsgewebe bilden können und bestand daher aus dem halben Kopf und dem anschließenden größeren Teil der linken Spalthälfte. Beide Spaltteile begannen nun nach der Trennung in der normalen Weise, die ihnen fehlenden Teile zu regenerieren. An der regenerierenden Kopfhälfte des abgerissenen Teils konnte ich am 26. 2. einen augenartigen Pigmentfleck erblicken. Am 28. war vor diesem, etwas nach links gelagert, ein zweiter kleinerer Pigmentfleck zu erkennen. Abb. 28 A zeigt die Lage der beiden neuentstandenen Augen am 9. 3. Ob das später gebildete Auge selbständig entstanden war, oder ob es von dem zuerst auftretenden Auge abgespalten wurde, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Doch scheint mir das erstere der Fall zu sein.

Die *Planaria gonocephala* Nr. 55 war von hinten in der Mittellinie bis in die Nähe des Kopfes gespalten worden. Trotz Nachspaltens ließ sich der Spaltwinkel nicht in der gehörigen Weise offen halten, sodaß kein Kopf im Schnittwinkel entstand. Am 23. 3. konnte ich beobachten, daß der Pigmentbecher des linken Auges sich gespalten hatte. Beide Teile lagen aber noch unmittelbar nebeneinander (Abb. 28 B). Am 15. 3. war eine vollständige Teilung erfolgt und das abgetrennte Nebenauge lag an der normalen Stelle, etwas nach rechts, vorn vor dem Hauptauge.

Die *Planaria gonocephala* Nr. 62 hatte nach Spaltung in der Mittellinie am 4. 3. einen deutlich sichtbaren, noch augenlosen Regenerationskegel im Schnittwinkel gebildet. Am 9. 3. waren nicht nur am alten Kopf zwei Nebenaugen, und zwar auf jeder Seite eins, in der normalen Lage entstanden, sondern es hatte sich auch am neuen Kopf neben den zwei normalen Augen ein drittes gebildet, das von den beiden anderen ungefähr gleich weit entfernt, aber weiter nach hinten lag (Abb. 28 C).

In einem weiteren Fall trat an dem sich neubildenden Kopf im Schnittwinkel in der Mitte zwischen den zwei normalen Augen ebenfalls ein drittes auf (Abb. 28 D).

In den beiden letzten Fällen hatten die überzähligen Augen also nicht die gewohnte Lage zu den normalen Augen, wie sie sonst beobachtet wurde. Auch war schon äußerlich in der Form und Lage des Pigmentbechers ein Unterschied erkennbar. Da die beiden neugebildeten

normalen Augen ungefähr die gleiche Größe hatten und das überzählige Auge ungefähr zur gleichen Zeit entstanden war, so ist kaum anzunehmen, daß das letztere durch Spaltung aus einem der normalen Augen hervorgegangen ist, sondern es handelt sich vermutlich um eine unabhängig von den andern Augen erfolgte Bildung. Es wäre denkbar, daß das überzählige Auge dadurch entstanden sein könnte, daß ursprünglich im Schnittwinkel zwei Köpfe angelegt worden wären, die aber durch Verwachsungsvorgänge sich ineinandergeschoben hätten, sodaß man das überzählige Auge als zwei »förmlich aufeinander pro-

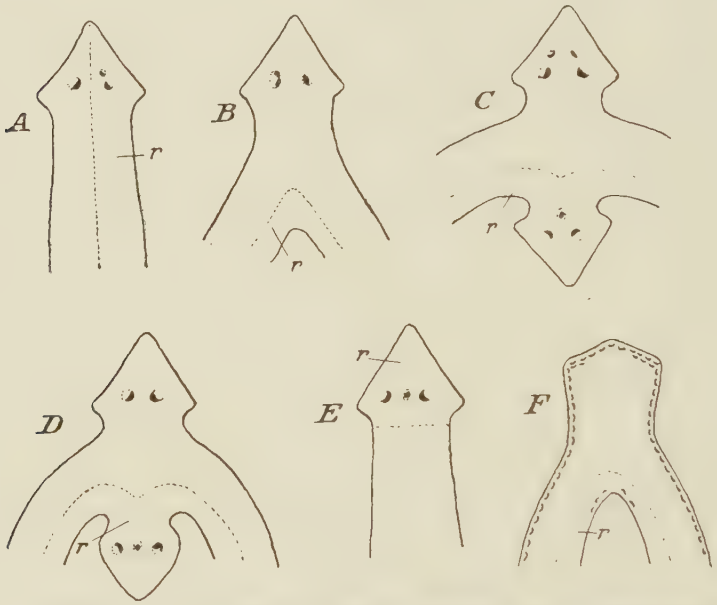


Abb. 28. Nebenaugen, die nach operativen Eingriffen entstanden sind. *r* regeneriertes Gewebe.

jizierte« Augen auffassen könnte, in ähnlicher Weise, wie Goetsch das Auftreten nur eines Auges an einem nach hinten gerichteten Kopf erklärt. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein, wie das folgende Beispiel einer ähnlichen Bildung zeigt.

Die *Planaria gonocephala* Nr. 135 hatte einen normalen Kopf im Schnittwinkel gebildet, der die Größe des alten Kopfes ungefähr erreicht hatte. Am 2. 6. war von diesem Doppeltier das rechte Körperende dicht an den beiden Köpfen abgerissen. Dieses Körperende ersetzte natürlich den ihm fehlenden Kopf. An diesem war am 10. 6. neben zwei normalen Augen ein genau in der Mitte zwischen diesen, also nicht an der regulären Stelle liegendes, überzähliges Auge entstanden (Abb. 28

E). Auch hier war das überzählige Auge abnorm gebaut. Ein Grund, in diesem Falle die Bildung des dritten Auges auf die ursprüngliche Anlage von zwei Köpfen zurückzuführen, liegt nicht vor.

Im Zusammenhang mit der Bildung überzähliger Augen bei *Planaria gonocephala* möchte ich die eigentümlichen Augenverhältnisse erwähnen, die ich an *Polycelis nigra* Nr. 33 beobachtete. Dieses Tier war in der Mittellinie bis in die Nähe des Kopfes gespalten worden, es hatte sich aber kein Kopf im Schnittwinkel gebildet. Am 3. 1. 1927 konnte ich beobachten, daß an den beiden Seiten der Kopffront dicht hinter dem normalen Augenkranz einige anscheinend gut ausgebildete Augen lagen (Abb. 28 F). Ob diese Augen durch Spaltung einiger Augen des Augenkranzes entstanden waren, oder ob sie aus diesem heraus in die angegebene Lage abgedrängt waren, konnte nicht festgestellt werden. Am 15. 1. war eine auffallende Reduktion aller Augen der Kopffront, verbunden mit einer starken Minderung des Pigmentes in dieser Region, eingetreten. In den folgenden Tagen wurden auch die lateralen Teile des Augenkranzes zum großen Teil aufgelöst, das Tier führte fast gar keine Bewegungen mehr aus, reagierte nicht mehr auf Licht und Nahrung und war am 8. 2. eingegangen. Die eigenartige Anordnung der Augen wird in diesem Falle also wohl sicher als pathologisch aufgefaßt werden müssen.

Folgerungen: Bei normalen Exemplaren von *Planaria lugubris* wurden, wie schon erwähnt, Nebenaugen hauptsächlich an ausgewachsenen, in bestem Zustand befindlichen Individuen beobachtet. Im Gegensatz hierzu waren die Tiere, die nach einem Eingriff zur Bildung von Nebenaugen entweder am alten Kopf oder an neu entstehenden Kopfregeneraten schritten, durch den Eingriff selbst, sowie wegen der Unmöglichkeit der Nahrungsaufnahme während einiger Zeit und infolge der starken Inanspruchnahme ihres Organismus zum Zweck der Regeneration, ziemlich heruntergekommen. Man muß danach vermuten, daß die Entstehung der überzähligen Augen in kausalem Zusammenhang mit Organisationsstörungen, die durch den Eingriff und dessen Folgen hervorgerufen werden, steht. Das Vorkommen von Nebenaugen auf der einen Seite, hauptsächlich an Tieren, die sich im besten Zustand befinden, auf der andern Seite an solchen Individuen, die als Folge des Eingriffes ihr Volumen verkleinern müssen, scheint zunächst die Klärung der Ursachen der Nebenaugenbildung zu erschweren. Diese Schwierigkeit läßt sich aber dadurch aus dem Wege räumen, daß man als Ursache für das Vorkommen von Nebenaugen bei normalen Tieren ebenfalls eine vorhergegangene und später vollständig reparierte Schä-

digung des Organismus durch äußere und vielleicht auch durch innere Einflüsse annimmt. Gerade die Tatsache, daß ausgewachsene Individuen relativ viel häufiger Nebenaugen besitzen als junge, dürfte sich mit dieser Annahme ganz gut vereinbaren lassen. Denn bei älteren Tieren ist die Wahrscheinlichkeit, einmal eine Verletzung erlitten zu haben, viel größer als bei jungen. Zur endgültigen Klärung dieser Frage bedarf es natürlich exakter statistischer Erhebungen an einer großen Anzahl normaler und künstlich verletzter Planarien.

§ 2. Oligopharyngie und Mehrfachbildungen der Hinterenden.

Wie bekannt ist, treten bei einer Reihe eigentlich monopharyngealer Planarienarten gelegentlich Individuen auf, die nicht nur einen, sondern zwei oder mehrere Rüssel besitzen. Diese, als Oligo- bzw. Polypharyngie bezeichnete Erscheinung wird als entweder angeborene oder durch Verletzung verursachte Mißbildung aufgefaßt. Derartige Mehrfachbildungen der Pharynge sind nun auch von verschiedenen Forschern (Morgan, Steinmann, Lang) durch künstliche Verletzungen des Planarienkörpers erzielt worden. Als Eingriffe wurden zu diesem Zweck meistens seitliche Einschnitte in die Pharynxregion oder in deren Nähe gewählt, durch die gewöhnlich der Pharynx selbst in Mitleidenschaft gezogen wurde. In einer Reihe von Fällen trat die Mehrfachbildung von Pharyngen im Gefolge von Mehrfachbildungen andrer Körperteile auf. Ich weise hier nur auf Versuche von Voigt und Steinmann hin, bei denen Neubildungen von Pharyngen entstanden, die offenbar mit der gleichzeitigen Entstehung neuer Köpfe in Verbindung zu bringen sind. Diese Überregenerate unterscheiden sich natürlich ganz erheblich von der eigentlichen Oligopharyngie, wo die Mehrfachbildung eben nur auf den Pharynx beschränkt ist.

Bei den Versuchen, die ich zur Erzielung von Köpfen im Schnittwinkel anstellte, wurde durch den Spaltschnitt der Pharynx immer verletzt und bald nach dem Eingriff abgestoßen. Nach der Regeneration der Spalthälften konnte ich bei einer Anzahl von Tieren beobachten, daß sich in einem oder auch in beiden Körperenden, nicht wie eigentlich zu erwarten, ein Pharynx, sondern zwei gebildet hatten. Diese Pharynxverdoppelungen ließen sich gewöhnlich schon bei Lupenvergrößerung am lebenden Objekt beobachten. Mehrere derartige Tiere wurden konserviert und in Schnittserien zerlegt. Die Übersicht über die Präparate wurde durch die komplizierten Darmverhältnisse ziemlich erschwert. Ich glaube aber durch die folgenden Ausführungen ein einigermaßen klares Bild geben zu können.

Die *Planaria gonocephala* Nr. 196 hatte im rechten Körperende zwei Pharynge gebildet. Die Schnittserien zeigen folgendes Bild. Die beiden etwa gleichgroßen Pharynge liegen nebeneinander in zwei getrennten Pharyngealtaschen. Die von beiden Pharyngen ausgehenden Kopfdarmäste verschmelzen sehr bald zu einem einheitlichen Kopfdarm. Vom Darmmund des rechten Pharynx aus verläuft ein nach hinten führender Darmast rechts am Pharynx vorbei bis fast zum Körperende; ein zweiter, schwächerer führt zwischen beiden Pharyngen hindurch und endigt schon ein Stück vor dem Körperende. Von dem linken Pharynx

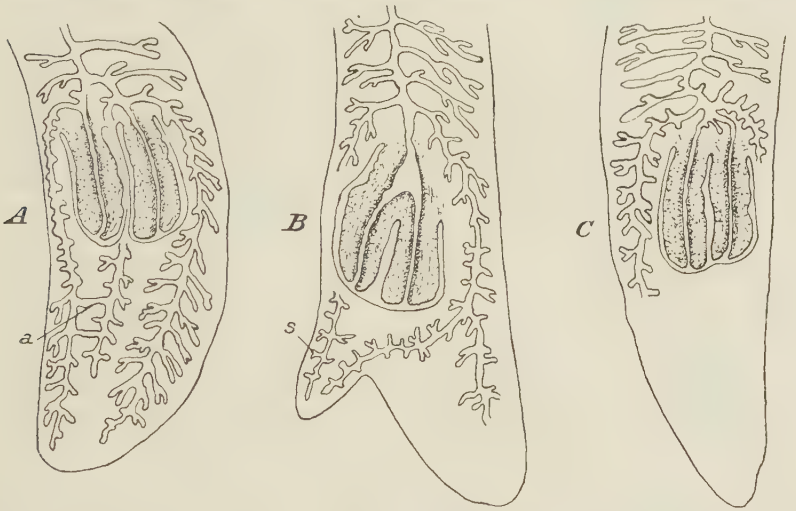


Abb. 29. Pharynxverdoppelungen in ergänzten Körperenden. *A* zwei Pharynge in getrennten Pharyngealtaschen. *a* Anastomosen von Darmdivertikeln. *B* zwei Pharynge, die an ihrer Basis ineinander übergehen, in gemeinsamer Pharyngealtasche. *s* überzähliges Schwanzende mit den in ihm verlaufenden Darmästen. *C* zwei nebeneinanderliegende Pharynge in gemeinsamer Pharyngealtasche.

geht nur ein hinterer Darmast aus, der links am Pharynx vorbei bis fast zum Körperende verläuft. Einige seiner Divertikel bilden mit solchen des linken hinteren Darmastes des rechten Pharynx Anastomosen (Abb. 29 A). Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Planaria gonocephala* Nr. 83, in deren linkem Körperende sich zwei Pharynge gebildet hatten. Diese liegen ganz dicht nebeneinander in einer gemeinsamen Pharyngealtasche. Die von beiden Pharyngen ausgehenden Darmwurzeln vereinigen sich, und von der Vereinigungsstelle aus verläuft ein Darmast nach vorn und zwei Darmäste rechts und links an den Pharyngen vorbei nach hinten (Abb. 29 C).

Bei einem weiteren Exemplar (*Planaria gonocephala* Nr. 58) waren am rechten Körperende zwei Pharynge entstanden. Diese liegen eben-

falls in einer gemeinsamen Pharyngealtasche und sind außerdem an ihrer Basis miteinander vereinigt, so daß hier schon ein einheitliches Schlundrohr vorliegt. Die Darmäste verhalten sich denn auch zunächst, als ob nur ein Pharynx vorhanden wäre. Allerdings tritt weiter hinten am rechten Schwanzdarmast eine Verzweigung ein, die offenbar mit der bei diesem Exemplar eingetretenen Schwanzverdoppelung in Zusammenhang steht (Abb. 29 B).

Zum Schluß möchte ich noch eine ganz merkwürdige Pharynxbildung erwähnen, die ich an *Planaria gonocephala* Nr. 55 beobachten konnte. Dieses Tier war in der Mediane bis dicht hinter den Kopf gespalten worden, eine Kopfneubildung war aber wegen zu starker Verwachsungsvorgänge nicht eingetreten. Nach einer Zerlegung dieses Tieres in Schnittserien konnte ich feststellen, daß neben je einem Pharynx in beiden regenerierten Spalthälften noch ein weiterer Pharynx in der wieder zusammengewachsenen Region, dicht hinter dem Kopf, in polar umgekehrter Richtung entstanden war (Abb. 30). Die beiden Pharynge der ergänzten Spalthälften sind schon merkwürdig weit nach dem Kopf zu verschoben. Die Basis des dritten Pharynx liegt ungefähr auf der Grenze zwischen der ungeteilten Region und der linken Spalthälfte. Von hier aus verläuft der Pharynx zunächst etwas nach rechts, macht dann einen Bogen und führt nach vorn bis dicht hinter das Gehirn. Leider war, vermutlich infolge unsachgemäßer Fixierung des Präparates, das Parenchym sehr verquollen, sodaß der Verlauf der Darmäste nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

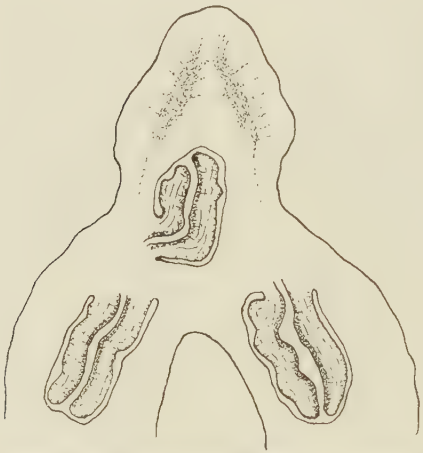


Abb. 30. Nach unvollständiger Längsspaltung dicht hinter dem Kopf entstandener, in polar umgekehrter Richtung liegender Pharynx.

Im Zusammenhang mit den geschilderten Pharynxverdoppelungen möchte ich noch auf weitere Mehrfachbildungen an den regenerierenden Teilen der Spalthälften eingehen.

Bei der Regeneration der Körperenden tiefgespaltener Planarien konnte ich häufig beobachten, daß mehr oder weniger weit vom Körperende entfernt, schon ziemlich bald nach erfolgtem Wundverschluß,

das Regenerationsgewebe an einer oder auch an mehreren Stellen kegelartig vorwucherte. Diese Wucherungen standen zunächst ungefähr

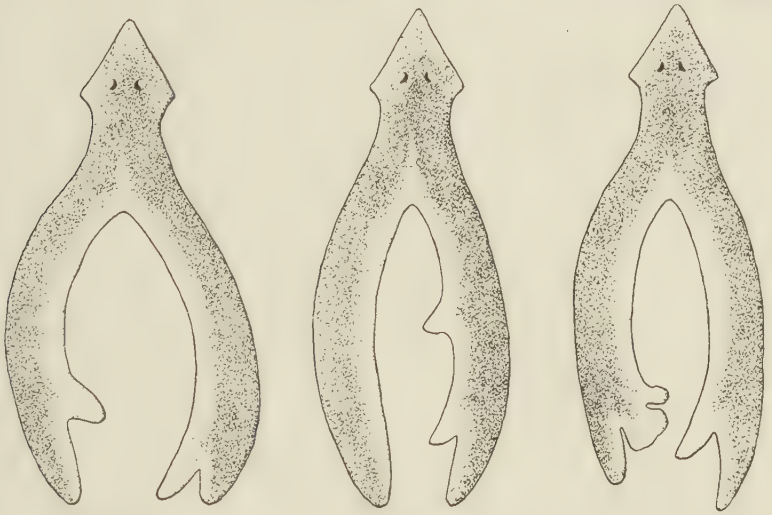


Abb. 31. Schwanzmehrfachbildungen an unvollständig längsgespaltenen Planarien (*Planaria gonocephala*).

senkrecht zur Hauptachse der betreffenden Spalthälfte. Bei weiterem Wachsen richteten sich ihre Spitzen mehr nach hinten, sodaß sie in spitzem Winkel zur Spalthälfte standen (Abb. 31). Schon äußerlich machten diese Regenerate durchaus den Eindruck von Schwanzbildungen. Dies wurde auch durch Schnittbilder bestätigt (Abb. 29 B). Hier ist der Verlauf der Darmäste in einer solchen Schwanzbildung zu ersehen. Im allgemeinen blieben diese Bildungen im Verhältnis zu den Hauptenden ziemlich klein, in einigen Fällen aber nahmen sie, besonders wenn sie verhältnismäßig weit vorn angelegt worden waren, einen erheblichen Umfang an. Abb. 32 zeigt, daß hier ein ganzes neues Hinterende vom Beginn der Pharyngealregion an gebildet worden ist, das dem ursprünglichen an Größe kaum nachsteht.

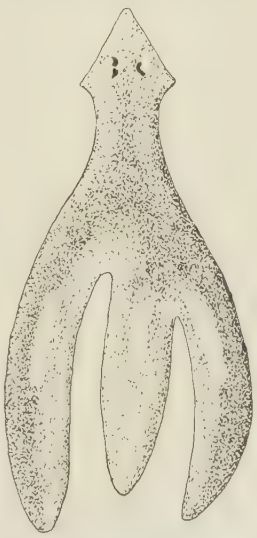


Abb. 32. Bildung eines vollständigen dritten Hinterendes nach unvollständiger Längsspaltung einer *Planaria gonocephala*.

Folgerungen: Die Gründe für das Auftreten von überzähligen Hinterenden

glaube ich im folgenden suchen zu müssen. Wie schon früher erwähnt wurde, läßt es sich bei Schnitten in den Planarienkörper nicht immer vermeiden, daß seitliche Einrisse in das Gewebe stattfinden. Durch diese Einrisse wird eine Trennung des Zellverbandes und der daraus folgende Fortfall des Gewebswiderstandes hervorgerufen und dadurch das Regenerationsmoment ausgelöst. Zu gleicher Zeit treten aber auch die rein reparierenden Kräfte, die das Wiederverwachsen der Wundflächen miteinander bezwecken, in Wirkung. Wenn nun ein ziemlich tiefer Einriß in das Gewebe stattgefunden hat, kann es natürlich vorkommen, daß ein selbständiger Verschluß eines größeren oder kleineren Teiles der Wundränder erfolgt und dadurch ein vollständiges Verwachsen dieser miteinander unmöglich gemacht wird. Durch das Fehlen des Widerstandes an diesen unverwachsenen Teilen der Wundränder wird nun der Reiz zur Bildung weiteren Regenerationsgewebes aufrecht erhalten, und es kommt schließlich zur Bildung eines überzähligen Hinterendes. Der Umfang dieses überzähligen Regenerates wird also vermutlich in erster Linie von der Größe des Unterschiedes der Wirkungsmöglichkeiten beider gegeneinander arbeitenden Kräfte abhängig sein.

Ich glaube nun auch das Auftreten überzähliger Pharynge auf diese Weise erklären zu können. Wie schon erwähnt, erhielt ich Pharynxdoppelbildungen ebenfalls in den ergänzten Hinterenden längsgespaltener Planarien. Man wird sich denken können, daß bei der Schnittführung gelegentlich seitliche Einrisse entstanden, die so geringfügig waren, daß sie schnell zusammenheilten und dadurch eine äußerliche Neubildung unmöglich wurde, durch die aber trotzdem im Inneren andre Spannungsverhältnisse geschaffen wurden, die dann wenigstens für kurze Zeit den Reiz zur Doppelbildung hervorriefen. Auch hier sind die Doppelbildungen, wie Abb. 29 zeigt, mehr oder weniger weitgehend. Ich glaube, die Doppel- oder Mehrfachbildung von Pharyngen als Ansatz zu einer Mehrfachbildung des Hinterendes, die aber durch Verwachsungsprozesse auf Vermehrfachung des Pharynx und unter Umständen von Teilen des Darmapparates beschränkt bleibt, auffassen zu können.

Lus führt die Pharynxverdoppelung darauf zurück, daß infolge des durch die Pharynxwurzel geführten Schnittes diese zufällig zerrissen wurde und nicht wieder verwuchs, sodaß zwei oder mehrere Regenerationszentren entstanden, die dann die Vermehrfachung des Pharynx bedingten. Diese Erklärungsmöglichkeit läßt sich für die von mir erhaltenen Fälle von Dipharyngie wegen der ganz andern Art der Schnitt-

führung, der neben dem alten Pharynx auch meistens noch die Darmwurzel zum Opfer fiel, nicht anwenden. Außerdem läßt sich durch die Lussche Annahme die Tatsache, daß gelegentlich die Pharynge hintereinander liegen, nicht erklären.

VII. Regulatorische Reduktionen überzähliger Körperteile (Reindividualisation).

Wie schon früher mehrfach erwähnt wurde, machen sich bei Eingriffen in den Planarienkörper, durch die eine Störung der Individualität hervorgerufen wird, neben der Tendenz zur Neubildung von Körperteilen auch Kräfte geltend, die auf die Wiederherstellung einer einheitlichen Individualität gerichtet sind. Durch diese Kräfte wurde sogar in vielen Fällen jede Neubildung verhindert. Aber auch dann, wenn Neubildungen schon eingetreten waren, äußerte sich ihre Wirkung in gelegentlichen Reduktionserscheinungen an neugebildeten überzähligen Körperteilen. Die kürzlich erschienene Arbeit von Steinmann »Über Reindividualisation« veranlaßte mich, derartige Reduktionsvorgänge näher zu beobachten.

Steinmann experimentierte mit Doppelkopfplanarien, die er nach Abtrennen des alten Kopfes und Spaltung des übrigbleibenden Vorderendes bis in die Nähe der Pharynxwurzel erhalten hatte. Er konnte hier weitgehende Reduktionen an den Köpfen feststellen, die schließlich dazu führten, daß die einheitliche Individualität wiederhergestellt wurde.

Die von mir durch unvollständige Spaltung erzielten Doppeltiere mit zwei Köpfen und zwei Körperenden zeigten niemals Reduktionserscheinungen. Dies erklärt sich ja auch durchaus mit der Auffassung, daß der neugebildete Kopf in diesem Falle gar kein überzähliges Organ ist, sondern daß er für ein derartiges Doppelindividuum einfach notwendig ist. Anders lagen die Verhältnisse, wenn besondere Umstände eintraten oder im Schnittwinkel zwei Köpfe entstanden waren.

Die *Planaria gonocephala* Nr. 136 hatte nach unvollständiger Längsspaltung einen Kopf im Schnittwinkel gebildet. Nachdem das Doppeltier in diesem Zustand mehrere Wochen gelebt hatte, war am 11. 10. 1927 das linke Körperende in unmittelbarer Nähe der beiden Köpfe abgerissen, sodaß ein Teilstück nur aus einem Hinterende, das andre, jetzt zu besprechende, aber aus zwei Köpfen und einem Hinterende bestand (Abb. 33 A und B). Die beiden zunächst in entgegengesetzter Richtung liegenden Köpfe näherten sich durch Kontraktion des Wundrandes einander recht bald (Abb. 33 C). Nach etwa 3 Wochen waren

die beiden Köpfe mit ihren nach innen gerichteten Teilen miteinander verwachsen und die inneren Öhrchen nicht mehr sichtbar. In den folgenden Wochen fand ein immer weiteres Zusammenwachsen der Köpfe und eine fortschreitende Reduktion der Augen an den betreffenden Seiten statt (Abb. 33 D und E). Abb. 33 F zeigt das Tier am 12. 12., die Köpfe sind zu einem fast einheitlichen Kopf verschmolzen, nur die kleine Einbuchtung an der Spitze deutet noch die beiden Kopfspitzen an. Die Reduktion der beiden nach innen liegenden Augen ist fast vollständig.

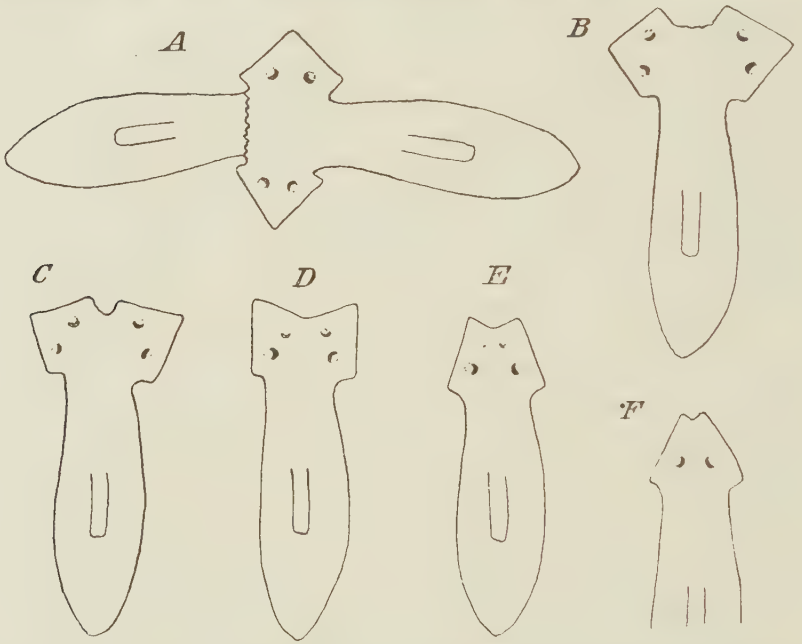


Abb. 33. Regulatorische Reduktion an den Köpfen einer Doppelplanarie (*Planaria gonocephala*), deren eines Körperende abgerissen ist. *A* ungefähre Stelle des Abreißens des linken Körperendes. *B*, *C*, *D*, *E* und *F* allmähliche Verschmelzung der Köpfe und fortschreitende Reduktion der nach innen liegenden Augen.

Um ein Bild über die inneren Vorgänge bei derartigen Reduktionen zu gewinnen, wurde die *Planaria gonocephala* Nr. 134, der ebenfalls nach Bildung eines Kopfes im Schnittwinkel ein Körperende dicht bei den beiden Köpfen abgerissen war, konserviert und in Schnittserien zerlegt. Die Konservierung erfolgte zu einem Zeitpunkt, wo ein erhebliches Zusammenrücken der beiden Köpfe schon erfolgt, die Reduktion der inneren Augen aber erst eben bemerkbar geworden war. Das äußere Aussehen dieses Tieres würde sich also ungefähr mit dem auf Abb. 33 B gezeichneten decken.

Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die beiden Gehirne mit ihren nach innen liegenden Partien direkt ineinander übergehen (Abb. 34). Es ist also schon eine weitgehende Vereinheitlichung des Nervensystems erfolgt. Der Kopfdarm, der ungefähr in der Mediane verläuft, zeichnet sich dadurch aus, daß eine Anzahl seiner Divertikel miteinander anastomosiert. Die hinteren Darmpartien sind bis auf eine gewisse Verlagerung nach rechts normal (Abb. 35).

Die *Planaria gonocephala* Nr. 264 hatte nach Vornahme der entsprechenden Eingriffe im Schnittwinkel zwei Köpfe gebildet. Auch bei diesem Objekt rückten die beiden

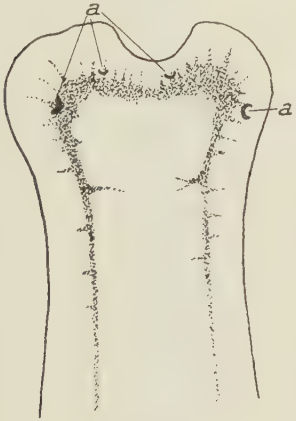


Abb. 34.

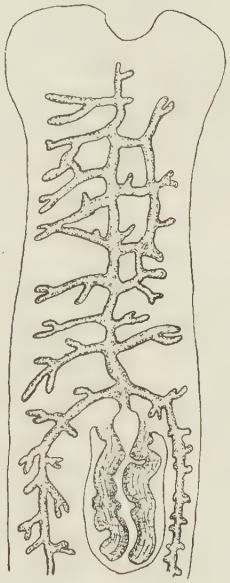


Abb. 35.

Abb. 34. Frontalschnitt durch eine Doppelplanarie, deren rechtes Körperende abgerissen ist. Die Verschmelzung der Köpfe ist teilweise erfolgt. Die Reduktion der nach innen gerichteten Augen hat eben begonnen (kombiniert). Anordnung des Nervensystems. *a* Augen.

Abb. 35. Verhältnisse des Kopfdarms desselben Tieres.

neuen Köpfe bald dicht aneinander und verschmolzen in ähnlicher Weise, wie im vorigen Fall angegeben. Abb. 36 zeigt den Grad der Vereinheitlichung der beiden Köpfe am 21. 2. 1928, beinahe 5 Monate, nachdem die beiden Köpfe im Schnittwinkel erkennbar geworden waren. Eine Augenreduktion ist nicht erfolgt, die beiden nach innen gerichteten Augen sind aber ganz dicht aneinandergerückt. Bei der Bewegung und Nahrungsaufnahme reagieren die beiden teilweise verschmolzenen Köpfe durchaus einheitlich. Der alte Kopf wird immer nachgezogen.

Bei einer *Planaria gonocephala*, die gerade begonnen hatte, zwei Köpfe im Schnittwinkel zu bilden, riß das linke Körperende in der Weise

ab, daß alle drei Köpfe dem andern Körperende verblieben. Die beiden neugebildeten Köpfe wuchsen zunächst bis fast zur Größe des alten Kopfes heran. Während dieser Zeit begannen sie aber schon aneinander zu rücken. Auch der alte Kopf verschmolz nach und nach, wenigstens an der basalen Region mit dem ihm benachbarten neuen Kopf. Abb. 37 zeigt das dreiköpfige Tier am 10. 12. 1927. Am meisten von der Reduktion betroffen ist zweifellos der in der Mitte liegende Kopf, er wird nur durch seine noch deutlich erkennbare Spitze angedeutet. Seine Augen sind ganz aus der natürlichen Lage abgedrängt und stark verkleinert. Auch die Augen des linken Kopfes haben ihre Lage verändert. Alles

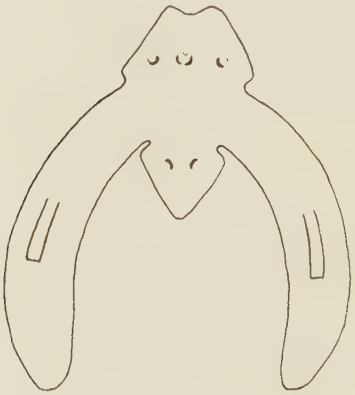


Abb. 36.

Abb. 37.

Abb. 36. Verschmelzung der beiden am Schnittwinkel entstandenen Köpfe bei einer *Planaria gonocephala*.

Abb. 37. Verschmelzung des alten Kopfes und zweier im Schnittwinkel entstandener Köpfe nach Abreißen der linken Spalthälfte. (Beginnende Augenreduktion.)

deutet darauf hin, daß auch im Innern weitgehende Verschmelzungen und Verlagerungen besonders der nervösen Elemente stattgefunden haben. Verhältnismäßig wenig verändert zeigt sich der alte Kopf. Das Tier bewegte sich normal und reagierte gut auf Licht und Nahrung.

Eigenartige Reduktionsvorgänge beobachtete ich an einer *Potycelis nigra*, die von hinten in der Mediane unvollständig gespalten worden war. Bei einem gelegentlichen Nachspalten der teilweise wieder verwachsenen Spalthälften wurde ein Fehlschnitt ausgeführt, der das hintere Ende der rechten Spalthälfte in schräger Richtung vom Spaltwinkel bis ungefähr zum Ende des Augensaumes abtrennte (Abb. 38 A).

Am 11. 11. 1926 war in unmittelbarer Nähe des Spaltwinkels am linken Spaltschenkel ein mit drei Pigmentflecken versehener Regenerations-

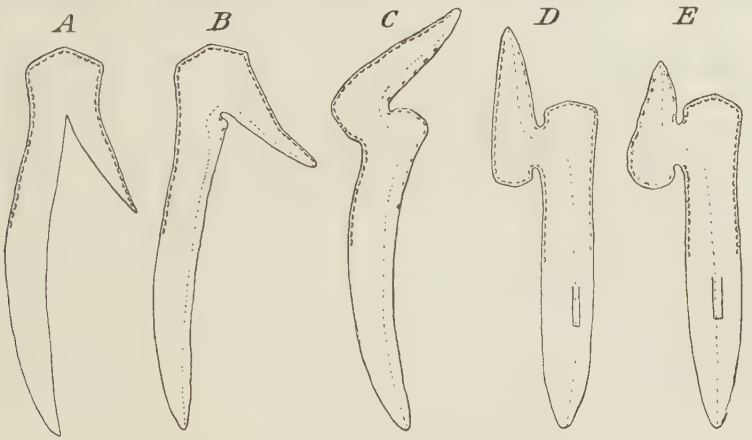


Abb. 38. Kopfbildung am linken Spaltschenkel nach teilweiser versehentlicher Abtrennung des rechten Spaltschenkels. Durch den neuentstandenen Kopf wird der alte Kopf und mit ihm der übiggebliebene Teil des rechten Spaltschenkels abgetrennt. (*C* und *D*.) *E* beginnende Reduktion des alten Kopfes und des Restes der rechten Spalthälfte.

kegel sichtbar geworden. Dieser nahm bald Kopfform an und stellte sich in die Hauptachse des regenerierenden Körperendes ein. Hierdurch wurde der alte Kopf und der Rest des rechten Körperendes so weit abgedrängt, daß diese Teile schließlich in umgekehrter Richtung zu dem aus neuem Kopf und linkem Hinterende bestehenden Teiltier lagen. Inzwischen hatten sich im Bereich der Augenregion an den regenerierenden Körperteilen ebenfalls Augen gebildet. Das abgedrängte Teiltier war mit Ausnahme seiner Verbindungsbrücke mit dem größeren Teiltier ganz mit Augen umgeben (Abb. 38 D). Das Bild erinnert einigermaßen an die schon erwähnten, von Keil beschriebenen Einstellungen von Doppelplanarien zueinander. Ein Unterschied besteht aber darin, daß das abgetrennte Teiltier wegen des Fehlens eines Pharynx und wegen der Augenverhältnisse nicht als vollständiger Organismus angesprochen werden kann. An diesem unvollständigen Teiltier traten nun bald lebhafte Reduktionserscheinungen ein. Es schrumpfte im Verlauf weniger Wochen mehr und mehr zusammen, und es begann eine fortschreitende

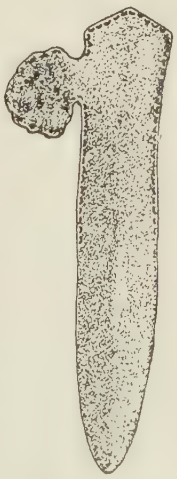


Abb. 39. Weitere Reduktion des alten Kopfes u. des Restes der rechten Spalthälfte. Auflösung der Augen. (*Polycelis nigra*.)

Auflösung des Augenpigmentes. Schließlich war das ganze Teiltier nur noch ein kleines formloses, ganz unregelmäßig pigmentiertes Anhängsel des größeren, jetzt ganz normal gebauten Teiltieres (Abb. 39). Leider konnte ich das Tier nicht weiter beobachten, da es starb.

Da ich niemals auf Feststellung regulatorischer Reduktionen hinzielende Versuche angestellt habe, sondern diese Erscheinungen nur da beobachtete, wo sie durch besondere Zufälle an eigentlich zu andern Zwecken gehaltenen Tieren bemerkbar wurden, muß ich es mir versagen, zu den Ansichten über die inneren Ursachen dieser Vorgänge Stellung zu nehmen. Ich vermute jedoch, daß die »Umgruppierung der Elemente zum Zweck der Wiedererlangung eines einheitlichen Baues« (Steinmann) auf mehrere Faktoren, von denen dem einen oder anderen in den einzelnen Fällen je nach den vorliegenden Verhältnissen eine größere oder geringere Wirkungsmöglichkeit gegeben ist, zurückgeführt werden kann.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der bei *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* nach unvollständiger Medianspaltung im Schnittwinkel entstehende Kopf ist weder als heteromorphe Bildung noch als Hyperplasie, sondern als Regenerationsprodukt des durch den Spaltschnitt geschaffenen, unvollkommenen Doppelindividuums aufzufassen. Die Bildung dieses Kopfes verläuft parallel mit der Ergänzung der Spalthälften zu zwei normalen Körperenden.

2. Der im Schnittwinkel entstandene Kopf zeigt durch sein funktionelles Verhalten sowie durch seine anatomischen Beziehungen, daß er nicht als Supplementärorgan für eins der Körperenden anzusehen ist, sondern daß sich seine Zugehörigkeit gleichmäßig auf beide Körperenden erstreckt (Abb. 3 und 4).

3. Da die Bildung des Kopfes im Schnittwinkel unabhängig von der Anwesenheit des ursprünglichen Kopfes erfolgt, ist anzunehmen, daß seine Entstehung auf den gemeinsamen Einfluß der Spalthälften zurückzuführen ist.

4. Nach vollständiger Ausbildung des Kopfes im Schnittwinkel und Ergänzung der Spalthälften sind die Regenerate dem Regeneranten morphologisch und anatomisch spiegelbildlich gleich (Abb. 5). Durch ein derartiges Doppeltier lassen sich vier Symmetrieebenen legen (Abb. 13); die durch einen Trennungsschnitt in einer dieser Ebenen erhaltenen Teiltiere besitzen die Organelemente normaler Tiere. Sie werden daher nach erfolgter Wundheilung bzw. nach dem Verwachsen der Wundflächen zu normalen Individuen (Abb. 14, 15, 16).

5. Die Kopfbildungen bei *Planaria gonocephala*, die an seitlich vom

Endpunkt des Medianschnittes in die Spalthälften geführten Einschnitten entstehen, sind als Regenerationsprodukte der von der ungespaltenen Kopfregion isolierten Spalthälften aufzufassen.

6. Ist der Quereinschnitt nur in eine Spalthälfte geführt worden, so entsteht an der betreffenden Spalthälfte ein zunächst nach vorn gerichteter Kopf. Dieser wird aber im Lauf seiner Weiterentwicklung durch Verwachsungs- und Regenerationsvorgänge an der Verbindungsbrücke zwischen den ungespaltenen Vorderteilen und der betreffenden Spalthälfte nach hinten abgedrängt (Abb. 20 und 21). Außerdem werden organische Beziehungen dieses Kopfes mit der andern Spalthälfte hergestellt, die den Beziehungen zu der Spalthälfte, an der der Kopf ursprünglich entstanden ist, nach Abschluß der Entwicklung ungefähr gleich sind (Abb. 22 und 23). Hieraus resultiert, daß der ursprünglich an einer Spalthälfte in unmittelbarer Nähe des Längsschnittwinkels entstandene Kopf nach seiner Richtungsänderung und Verlagerung in seinen Beziehungen zu den Spalthälften dieselben oder wenigstens sehr ähnliche Verhältnisse zeigt, wie ein Kopf, der ursprünglich im Schnittwinkel entstanden ist.

7. Ist in beide Spalthälften vom Endpunkt des Medianschnittes aus ein Quereinschnitt geführt worden, so kann an jeder Spalthälfte ein zunächst nach vorn gerichteter Kopf entstehen. Hier tritt ebenfalls eine Richtungsänderung und Verlagerung der beiden Köpfe ein, die schließlich dazu führt, daß diese mit der Basis ihrer benachbarten Seiten verschmelzen (Abb. 24 und 25). Da die beiden Köpfe in diesem Stadium ganz einheitlich reagieren, muß angenommen werden, daß auch eine innige nervöse Beziehung zwischen den beiden Gehirnen besteht.

8. Nach medianer Längsspaltung der Körperenden zweiköpfiger und zweischwänziger Doppelplanarien (*Planaria gonocephala*) können sich in den Spaltwinkeln abermals Köpfe bilden, so daß nach der Ergänzung der Spalthälften Tiere mit drei- bzw. vierfacher Individualität entstehen (Abb. 26 und 27).

9. Bei *Planaria gonocephala* entstehen nach unvollständiger Längsspaltung sowohl am unverletzten ursprünglichen Kopf, als auch an Kopfneubildungen nicht selten Nebenaugen (Abb. 28). Die an Kopfneubildungen auftretenden Nebenaugen haben nicht immer die reguläre Lage zu den Hauptaugen. Es muß bezweifelt werden, daß in diesen Fällen die anormal liegenden Nebenaugen durch Abspaltung von den Hauptaugen entstanden sind. Es liegt nahe, die Bildung von Nebenaugen mit durch den Eingriff hervorgerufenen Organisationsstörungen in Zusammenhang zu bringen.

10. Die bei *Planaria gonocephala* nach unvollständiger Längsspaltung bei Ergänzung der Spalthälften häufig entstehenden Mehrfachbildungen der Pharynge oder Hinterenden sind vermutlich die Folge von Individualitätsstörungen, die durch Quereinrisse in die Spalthälften hervorgerufen wurden (Abb. 29—32).

11. Bei Planarien mit überzähligen Köpfen treten regulatorische Reduktionen an diesen Körperteilen ein, die schließlich zur Herstellung einer einigermaßen einheitlichen Individualität führen können (Abb. 33 bis 39). Bei wirklichen Doppeltieren (mit zwei Köpfen und zwei Hinterenden) treten solche Reduktionen nicht ein.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt, für seine stets gütige Unterstützung bei der Ausführung meiner Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Privatdozent Dr. K. v. Haffner und Herrn Dr. O. Mattes für manchen wertvollen Ratschlag sowie Herrn Oberpräparator G. Wiese für die Anfertigung der Tafel zu Dank verpflichtet.

Schriftenverzeichnis.

van Duyne, J., 1896: Über Heteromorphose bei Planarien. Arch. f. d. ges. Physiol. der Tiere und der Menschen. Bd. LXIV.

Goetsch, W., 1921: Regeneration und Transplantation bei Planarien. I. Teil. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. XLIX.

— 1922: Regeneration und Transplantation bei Planarien. II. Teil, ebenda. Bd. LI.

— 1925: Tierkonstruktionen. München.

Hesse, R., 1897: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Mitteilung: Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Ztschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LXII.

Jaenichen, E., 1897: Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Ztschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LXII.

Keil, E., 1924: Studien über Regulationserscheinungen an Polycelis nigra. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Bd. CII.

Korschelt, E., 1907: Regeneration und Transplantation. Jena.

— 1927: Regeneration und Transplantation. Bd. I: Regeneration. Berlin.

Lang, P., 1913: Beiträge zur Anatomie und Histologie von Planaria polychroa. Ztschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. CV.

Lus, J., 1924: Studies on the Regeneration and Transplantation in Turbellaria. I. Some considerations on Polarity and Heteromorphosis in frech water Planarians. Bull. de. Soc. de nature de Moscou Sect. de Biolog. experiment. Bd. I. (russisch mit englischem Resumé).

Lus, J., 1926: Regenerationsversuche an marinen Tricladen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. CVIII.

Morgan, T. H., 1900: Regeneration in Planarians. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. X.

— 1902: Growth and Regeneration in Planaria lugubris, ebenda. Bd. XIII.

— 1907: Regeneration, deutsch von Mozkowski. Leipzig.

Steinmann, P., 1910: Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Studien an Doppelplanarien. Festschrift für R. Hertwig. Bd. III.

— 1910: Zur Polypharyngie der Planarien. Zoologischer Anzeiger. Bd. XXXV.

— 1912—1917: in Dr. H. G. Bronns »Klassen und Ordnungen des Tierreichs«. Bd. IV, Abt. 1c. Leipzig.

— 1927: Prospektive Analyse von Entwicklungsvorgängen. II. Mitteilung: Über Reindividualisation, d. h. Rückkehr von Mehrfachbildungen zur einheitlichen Organisation. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. CXII (Festschrift für Driesch).

Steinmann, P. und Bresslau, E., 1913: Die Strudelwürmer (Turbellaria). Leipzig.

Stevens, N. M., 1902: Notes on Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XIII.

— 1907: A histological study of Regeneration in Planaria, ebenda. Bd. XXIV.

Wilhelmi, J., 1909: Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen. Zoologischer Anzeiger. Bd. XXXIV.

— 1910: Nachtrag zur Mitteilung über die Polypharyngie der Tricladen, ebenda. Bd. XXXV.

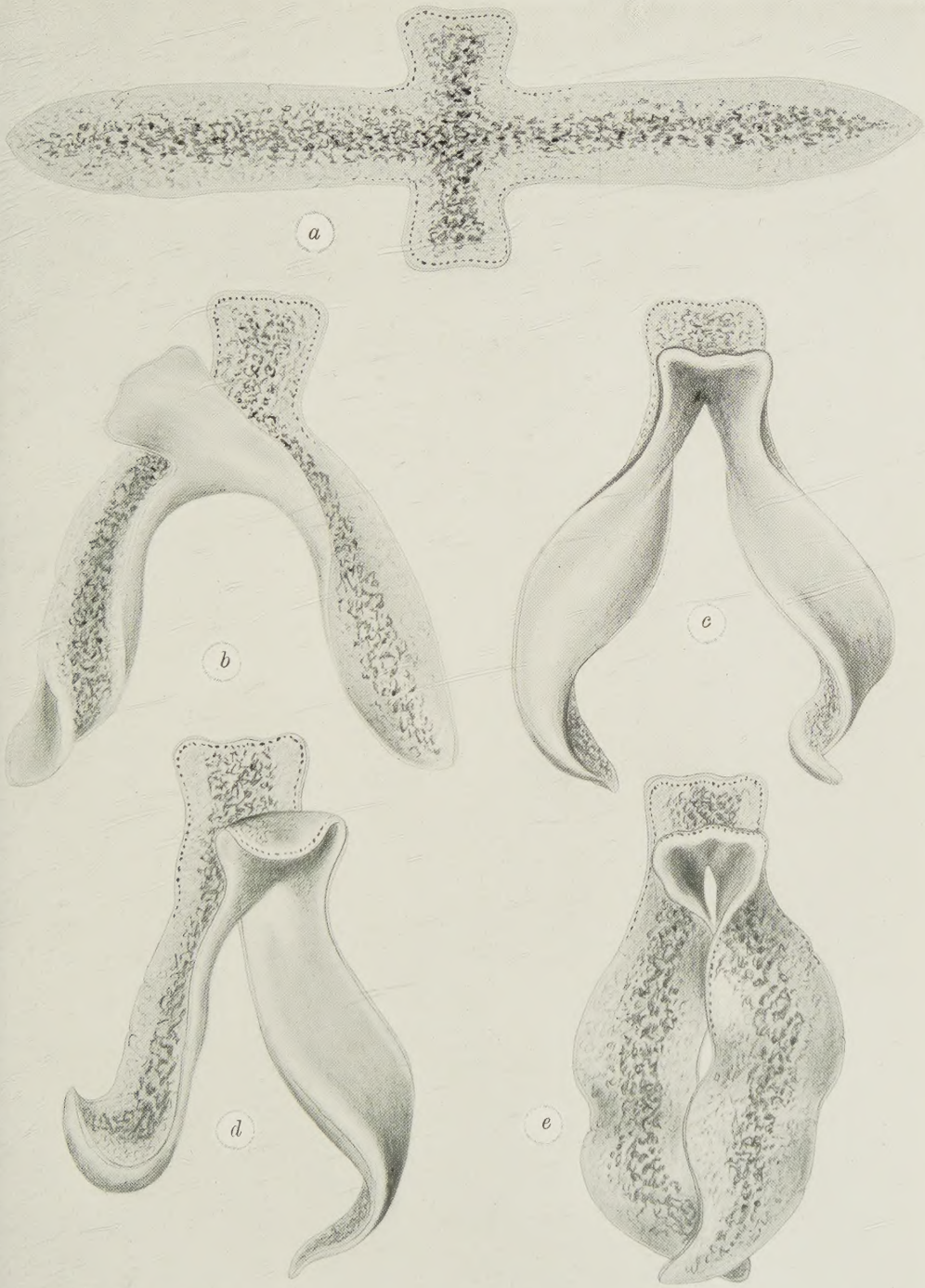
Voigt, W., 1898: Künstlich hervorgerufene Neubildungen von Körperteilen an Strudelwürmern. Sitzungsbericht der Niederrheinischen Gesellsch. Bonn.

Erklärung der Tafel V.

Bewegungszustände einer Doppelplanarie (*Polycelis nigra*) gezeichnet ein Jahr nach der Entstehung des Kopfes im Schnittwinkel.

Abb. *a* und *e*. Das Doppeltier in Ruhelage.

Abb. *b*, *c* und *d*. Fortbewegungsversuche, die infolge des Gegeneinanderwirkens beider Köpfe zu keinem Ziele führen. Die Beeinflussung beider Körperenden durch beide Köpfe ist zu erkennen.



G. Wiese gez.

Lebenslauf.

Ich, Hans Ferdinand Christian Beissenhirtz, wurde am 16. Juli 1899 als Sohn des Apothekers Rudolf Beissenhirtz und seiner Ehefrau Mimi, geborene Schütz, zu Lage in Lippe geboren. Ich besitze die lippische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1906 bis Ostern 1908 besuchte ich die Volksschule, darauf die städtische höhere Knabenschule in Lage. Ostern 1912 wurde ich in das Gymnasium zu Detmold aufgenommen. Diese Anstalt verließ ich mit der Reife für Prima Ostern 1917 und trat in das Infanterie-Regiment Nr. 55 in Detmold ein. Am 23. Oktober 1917 geriet ich in französische Kriegsgefangenschaft, aus der ich am 28. Februar 1920 entlassen wurde. Am 12. Juni 1919 wurde mir nach einem Ministerialerlaß das Zeugnis der Reife ohne Prüfung zuerkannt. Vom 1. März 1920 bis zum 1. April 1922 war ich als Praktikant in der Apotheke meines Vaters tätig. Am 25. März 1922 bestand ich die pharmazeutische Vorprüfung. Vom 1. April bis zum 1. Oktober 1922 war ich als Assistent in der Einhornapotheke in Hannover. Vom Wintersemester 1922/23 bis zum Wintersemester 1924/25 einschließlich studierte ich an der Universität Marburg Pharmazie und bestand im April 1925 die pharmazeutische Staatsprüfung. Vom Sommersemester 1925 bis zum Wintersemester 1927/28 einschließlich studierte ich, ebenfalls in Marburg, hauptsächlich Zoologie.

Das Rigorosum bestand ich am 18. Juli 1928. Seitdem bin ich als Kandidat der Pharmazie in der väterlichen Apotheke in Lage tätig.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren: Prof. Dr. Bonhoff, Prof. Dr. Claussen, Priv.-Doz. Dr. Dieterle, Geheimrat Prof. Dr. Gadamer, Priv.-Doz. Dr. v. Haffner, Geheimrat Prof. Dr. Korschelt, Prof. Dr. Nordhausen, Prof. Dr. Schaefer.

Ihnen allen bin ich zu Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig